ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 71

3

МАРТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. Г. Каценко* и *Л. Б. Наместникова*

Сдано в набор 10.12.85. Подписано к печати 14.03.86. М-18605. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.9.
Усл. кр.-отт. 12.43. Уч.-изд. л.-14.07. Тираж 2452. Тип. зак. 1103.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
Ленинградское отделение, 199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 005 : 581.9 : 582.526.426.2 (234.86)

Я. П. Дидух, Л. П. Вакаренко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ НИЖНЕГО ПОЯСА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНОГО КРЫМА

Ya. P. DIDUKH, L. P. VAKARENKO, Yu. R. SHELIAG-SOSONKO.
FLORISTIC CLASSIFICATION OF CONIFEROUS FORESTS OF THE LOWER BELT OF THE MOUNTAINOUS CRIMEA VEGETATION

Хвойные леса авторы относят к классу Quercetea pubescenti-petraeae (Oberd. 48, 57) Jakucs 61, порядку Orno-Cotinetalia Jakucs 61 и новому союзу Jasmino-Juniperion excelsae. На основе флористических критериев выделены 4 ассоциации: Cisto-Arbutetum andrachnis, Pinetum pityusae tauricum, Phleo-Juniperetum excelsae, Linosyri-Juniperetum excelsae, которые по доминантам разделены на фации. Результаты классификации позволили отразить существенные аспекты фитоценогенетических и динамических смен этих лесов.

Хвойные леса нижнего пояса Горного Крыма образованы *Juniperus excelsa* и *Pinus pityusa* (*P. stankewiczii*) и имеют вид редколесий, сомкнутость древостоя которых редко превышает 0.6. Леса из можжевельника занимают довольно большие площади (до 2 тыс. га) в западной части Горного Крыма (Байдарская долина и окружающие территории) и фрагментарно вкраплены небольшими массивами среди пушистодубовых лесов по Южному берегу Крыма (ЮБК) от мыса Айя на западе до Карадага на востоке. Их фитоценотическая характеристика приводится в работах А. Н. Криштофовича (1908), С. С. Станкова (1930, 1933, 1939, 1941), В. Ф. Васильева (1931), В. П. Малеева (1933, 1948), Ю. Р. Шеляга-Сосонко, Я. П. Дидуха (1975, 1980), Ю. Р. Шеляга-Сосонко (1982) и др. Леса из *P. pityusa* образуют лишь два небольших массива на мысе Айя и возле г. Судака (пгт. Новый Свет). Сходные между собой по структуре и видовому составу, эти леса отличаются от господствующих в нижнем поясе пушистодубовых лесов. Чтобы выявить различия, а также региональные закономерности изменения флористического состава, мы попытались создать их флористическую классификацию и одновременно провести их сопоставление с аналогичными лесами Южной Европы, описанными P. Jakucs (1961), I. Horvat с соавторами (1974) и др. Наряду с этим по доминантам выделили самые низкие синтаксономические единицы — фации, что позволяет вскрыть эколого-ценотические закономерности распределения и динамику растительного покрова в зависимости от действия локальных экологических и антропогенных факторов (Дидух, 1983).

Рассматриваемые леса мы относим к классу Quercetea pubescenti-petraeae (Oberd. 48, 57) Jakucs 61, порядку Orno-Cotinetalia Jakucs 61. Jakucs (1961) провизорно отнес можжевеловые и пушистодубовые леса Крыма к особому союзу Junipero (excelsae)-Quertion pubescentis, однако не подтвердил это соответствующими описаниями.

Проведенные нами изучение и сравнение хвойных лесов нижнего пояса растительности Горного Крыма с пушистодубовыми лесами Горного Крыма и лесами Южной Европы позволяют выделить их в особый союз Jasmino-Juniperion excelsae (union nov.). Как видно из диагностической таблицы (табл. 1), этот союз включает всего 9 характерных видов класса и 8 видов порядка, приводимых для лесов Балкан, и выделяется по наличию ряда характерных видов, имеющих высокие (IV—V) классы постоянства (например, *Juniperus excelsa*, *Jasminum fruticans*, *Elytrigia nodosa*, *Achnatherum bromoides*, *Jurinea sordida*,



Распространение ассоциаций союза Jasmino-Juniperion excelsae по территории Горного Крыма.

1 — Cisto-Arbutetum andrachnis, *2* — Phleo-Juniperetum excelsae, *3* — Pinetum pityusae tauricum, *4* — Linosyri-Juniperetum excelsae.

Teucrium polium) и более низкие (I—III) (например, *Pistacia mutica*, *Xeranthemum annuum*, *Linum austriacum*, *Brizochloa humilis*, *Erysimum cuspidatum*, *Alyssum rostratum*, *Melica transsylvanica*, *M. taurica*, *Convolvulus cantabrica*, *Cleistogenes serotina*, *Crupina vulgaris*). Эти характерные виды отличают хвойные леса нижнего пояса растительности от пушистодубовых, крымскососновых и скальнодубовых лесов, относящихся, по нашему мнению, к этому же порядку, но уже к другому союзу, в составе которого с высокими (III—V) классами постоянства встречаются многие характерные виды класса Quercetea pubescenti-petraeae (*Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Laser trilobum*, *Cornus mas*, *Viola alba*, *Quercus pubescens*, *Q. petraea*) порядка Orno-Cotinetalia (*Sorbus torminalis*, *Cotinus coggygria*, *Carpinus orientalis*, *Pinus pallasiana*) и другие (*Physospermum cornubiense*, *Dictamnus gymnostylis*, *Paeonia daurica*, *Lathyrus laxiflorus*, *Lapsana intermedia*, *Primula vulgaris*, *Crataegus curvisepala*, *Rosa canina*, *Clinopodium vulgare*, *Platanthera chlorantha*, *Tamus communis*), имеющие низкий класс постоянства или вовсе не встречающиеся в выделенном нами союзе Jasmino-Juniperion excelsae и выступающие по отношению к нему в качестве негативно-дифференциальных видов.

На основании обработки 75 геоботанических описаний хвойных лесов мы выделили 6 фитоценонов, которые сгруппировали в 4 ассоциации, различающиеся, как видно из табл. 1, характерными видами. Ассоциации занимают разные экологические условия и приурочены к различным геоботаническим районам (см. рисунок). Для характеристики ассоциаций было отобрано 40 наиболее типичных описаний, что позволило более четко дифференцировать границы между синтаксонами.

Ассоциация Cisto—Arbutetum andrachnis (ass. nova) представлена можжевеловыми лесами, фрагментарно распространенными в юго-западной части ЮБК от Фороса до Гурзуфа. Ее характерные средиземноморские виды *Arbutus andrachne*, *Cistus tauricus* встречаются только на ЮБК от мыса Айя до Алушты, *Fibigia clypeata* — на всем побережье ЮБК. Кроме них, здесь отмечены и редкие для этой ассоциации (I—II классы постоянства),[1] но отсутствующие в других ассоциациях союза виды *Euphorbia rigida*, *Scleropoa rigida*, *Lolium rigidum*. В составе ассоциации есть и характерные виды синтаксонов более высокого ранга (союза, порядка, класса) (табл. 2). Некоторые из них являются общими для всех четырех ассоциаций, другие — только для отдельных. Важным диагностическим признаком является отсутствие встречающихся в других ассоциациях видов. В описываемой ассоциации (табл. 1) отмечены виды *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Ruscus ponticus*, *Cirsium laniflorum*, *Anthemis subtinctoria*, не встречающиеся в других ассоциациях союза, но имеющие высокий класс постоянства в синтаксонах пушистодубовых и сосновых лесов, и отсутствуют виды блока, характерного для ассоциации Pinetum pityusae tauricum: *Pinus pityusa*, *Veronica multifida*, *Fumana procumbens*, *Inula oculus-christi*, *I. ensifolia*, *Asparagus verticillatus*, *Poa sterilis*, произрастающие в более ксеротических, но менее теплых условиях.

Ассоциация представлена рядом фаций, выделенных по доминанту кустарникового яруса, характерного только для данной ассоциации вида *Cistus tauricus* — Cisto-Arbutetum andrachnis cistosum — и доминантам кустарничково-травяного покрова: C.-A. a. achnatherosum bromoidis, C.-A. a. elytrigiosum nodo-

[1] Из числа видов, имеющих первую степень постоянства, в табл. 2—5 приведены только характеризующие специфику данного синтаксона.

ТАБЛИЦА 1

Диагностическая таблица ассоциаций союза Jasmino-Juniperion excelsae

Вид	Cisto-Arbutetum andrachnis	Pinetum pityusae tauricum	Phleo-Juniperetum excelsae	Linosyri-Juniperetum excelsae
	№ фитоценона			
	1	2	3	4
	класс постоянства (римские) и проективного покрытия (арабские цифры)			
Характерные виды класса Quercetea pubescenti-petraeae				
Teucrium chamaedrys L.	V	V	V	V
Quercus pubescens Willd.	IV	IV	I	V
Carex cuspidata Host	IV	II	III	—
Galium mollugo L.	III	II	IV	—
Lithospermum purpureo-caeruleum L.	III	I	—	—
Hypericum perforatum L.	—	I	I	—
Fragaria viridis Duch.	—	—	II	—
Carex michelii Host	—	—	I	I
Thalictrum minus L.	—	—	I	I
Характерные виды порядка Orno-Cotinetalia				
Carpinus orientalis Mill.	II	I	I	III
Paliurus spina-christi Mill.	I	II	IV	III
Asparagus verticillatus L.	I	III	I	I
Cotinus coggygria Scop.	II	I	—	I
Carex halleriana Asso	III	II	I	—
Colutea cilicica Boiss. et Bal.	III	—	—	—
Coronilla scorpioides (L.) Koch	—	II	II	—
Trifolium scabrum L.	—	—	II	—
Характерные виды союза Jasmino-Juniperion excelsae				
Juniperus excelsa Bieb.	V^{2-3}	I	V^{2-3}	V^{2-4}
Elytrigia nodosa (Nevski) Nevski	V^{1-2}	V^{1-5}	III^{1-2}	I
Achnatherum bromoides (L.) Beauv.	V^{2-4}	V^{1-4}	I	II
Jurinea sordida Stev.	IV	III	IV	IV
Teucrium polium L.	III	IV	III	IV
Jasminum fruticans L.	III	II	IV	I
Pistacia mutica Fisch. et Mey.	III	I	I	I
Характерные виды ассоциации Cisto-Arbutetum andrachnis				
Cistus tauricus C. Presl	V^{1-2}	—	—	—
Fibigia clypeata (L.) Medik.	IV	—	—	—
Arbutus andrachne L.	IV^{1-3}	—	—	—
Характерные виды ассоциации Pinetum pityusae tauricum				
Pinus pityusa Stev.	—	V^{4-5}	—	—
Centaurea diffusa Lam.	II	IV	I	I
Dorycnium herbaceum Vill.	—	III	—	—
Linum corymbulosum Reichenb.	—	III	—	—
L. austriacum L.	I	III	I	I
Характерные виды ассоциации Phleo-Juniperetum excelsae				
Phleum phleoides (L.) Karst.	—	—	IV	—
Potentilla taurica Schlecht.	—	I	IV	II
Campanula taurica Juz.	—	—	IV	I
Melica monticola Prokud.	—	I	IV	—

Вид	Cisto-Arbutetum andrachnis	Pinetum pityusae tauricum	Phleo-Juniperetum excelsae	Linosyri-Juniperetum excelsae
	№ фитоценона			
	1	2	3	4
	класс постоянства (римские) и проективного покрытия (арабские цифры)			
Lappula barbata (Bieb.) Guerke	—	—	IV	—
Filipendula vulgaris Moench	—	—	III	—
Alyssum rostratum Stev.	—	—	III	—
Alopecurus vaginatus (Willd.) Pall. ex Kunth	—	—	III	—
Характерные виды ассоциации Linosyri-Juniperetum excelsae				
Linosyris villosa (L.) DC.	—	I	—	IV
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng	—	—	I^{3}	IV^{1-2}
Agropyron ponticum Nevski	—	—	—	III
Carex caryophyllea Latourr.	—	—	—	III
Eryngium campestre L.	—	I	I	III
Pimpinella lithophila Schischk.	—	—	—	III

Примечание. Число описаний во всех ассоциациях равно 10.

sae, C.-A. a. poosum sterilis, C.-A. a. festucosum callieri, C.-A. a. thymosum callieri. Такое богатство фаций свидетельствует о большой пестроте можжевеловых лесов.

Ассоциация Pinetum pityusae tauricum (ass. nova) занимает самую юго-западную оконечность Горного Крыма (район мыса Айя-Форос). Характерными видами являются доминирующий *Pinus pityusa* и более или менее обычные для всего нижнего пояса растительности *Centaurea diffusa*, *Dorycnium herbaceum*, *Linum corymbulosum*, *L. austriacum*, степень постоянства которых в других ассоциациях достигает лишь I—III классов (табл. 3). В составе ассоциации с I и II классами постоянства отмечены виды, которые практически не встречаются в других ассоциациях союза (*Centaurea orientalis*, *Hedysarum candidum*, *Ononis pusilla*). В ассоциацию входит целый ряд характерных для союза, порядка и класса видов (табл. 3). Наряду с общими видами для всех ассоциаций союза значительное число составляют диагностические виды: *Asparagus verticillatus*, *Seseli gummiferum*, *Carex halleriana*, *Fumana arabica*, *F. procumbens*, *Veronica multifida*, *Inula ensifolia*, *I. oculus-christi*, *Coronilla emeroides*, *Poa sterilis*. Кроме того, здесь в отличие от асс. Cisto-Arbutetum andrachnis практически отсутствуют виды *Cistus tauricus*, *Fibigia clypeata*, *Arbutus andrachne*, *Colutea cilicica*, *Ruscus ponticus*, *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Cirsium laniflorum*, *Anthemis subtinctoria*, а в отличие от асс. Phleo-Juniperetum excelsae — степные и петрофитные *Phleum phleoides*, *Potentilla taurica*, *Campanula taurica*, *Melica monticola*, *Lappula barbata*, *Filipendula vulgaris*, *Alyssum rostratum*, *Alopecurus vaginatus*, *Bromopsis cappadocica*, *Asphodeline lutea* и *Helianthemum stevenii*.

Ассоциация включает фации, выделенные по доминантам травяного покрова: Pinetum pityusae tauricum achnatherosum bromoidis и P. p. t. elytrigiosum nodosae.

Ассоциация Phleo-Juniperetum excelsae (ass. nova) занимает территории, прилегающие к долине р. Черной. Характерные для нее лугово-степные, произрастающие на яйле виды *Phleum phleoides*, *Campanula taurica*, *Potentilla taurica*, *Lappula barbata*, *Filipendula vulgaris*, *Alyssum rostratum*, *Alopecurus vaginatus*, за редким исключением, не спускаются на ЮБК. Кроме того, в составе ассоциации встречается значительное число видов с I и II классами постоянства, не отмеченных в других ассоциациях союза: *Comperia comperiana*, *Dianthus ca-*

ТАБЛИЦА 2

Характеристика ассоциации Cisto-Arbutetum andrachnis

Сомкнутость древостоя	0.4	0.5	0.5	0.5	0.4	0.4	0.5	0.5	0.4	0.5	Класс постоянства
Проективное покрытие, %	60	50	80	70	100	40	60	50	40	50	
Видовая насыщенность	29	25	32	36	34	19	21	17	25	33	
№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Вид	класс проективного покрытия										
Характерные виды союза Jasmino-Juniperion excelsae											
Juniperus excelsa	3	5	2	4	4	3	1	2	3	3	V
Elytrigia nodosa	+	2	+	+	—	2	+	+	+	1	V
Achnatherum bromoides	4	+	4	4	4	2	2	3	2	+	V
Jurinea sordida	+	—	+	+	—	+	+	+	+	—	IV
Jasminum fruticans	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	IV
Pistacia mutica	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	III
Teucrium polium	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	III
Характерные виды ассоциации Cisto-Arbutetum andrachnis											
Cistus tauricus	1	2	+	1	+	+	+	+	+	1	V
Fibigia clypeata	+	—	+	+	+	+	—	+	—	+	IV
Arbutus andrachne	—	+	+	+	—	2	4	4	3	+	IV
Другие виды (II—V классов постоянства)											
Teucrium chamaedrys L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Juniperus oxycedrus L.	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	V
Thymus callieri Borb. ex Velen.	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	V
Coronilla emeroides Boiss. et Sprun.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	V
Carex cuspidata	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	IV
Colutea cilicica	—	+	+	—	+	—	+	+	+	—	IV
Asperula galioides Bieb.	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	IV
Quercus pubescens	2	+	2	2	1	—	+	—	+	+	IV
Scilla autumnalis L.	+	—	—	+	+	+	+	+	—	+	IV
Galium mollugo	+	—	+	+	+	—	—	—	—	+	III
Carex halleriana	—	—	+	—	+	+	+	—	+	+	III
Dactylis glomerata L.	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	III
Erysimum cuspidatum (Bieb.) DC.	+	+	+	1	+	—	—	—	—	+	III
Cirsium laniflorum (Bieb.) Fisch.	—	—	+	+	+	—	+	—	+	—	III
Lithospermum purpureo-caeruleum	+	—	+	+	+	—	—	—	—	+	III
Ruscus ponticus Woronow ex Grossh.	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	III
Seseli gummiferum Pall. ex Smith	+	—	+	—	—	+	+	+	+	—	III
Festuca callieri (Hack.) Margraf	—	+	—	+	+	—	—	—	+	+	III
Anthemis subtinctoria Dobrocz.	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	III
Fumana arabica (L.) Spach	—	—	+	—	—	+	+	+	+	+	III
Poa bulbosa L.	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	II
Carpinus orientalis	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	II
Cotinus coggygria	—	—	+	+	+	+	—	—	+	—	II
Convolvulus cantabrica L.	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	II
Centaurea diffusa	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	II
Althaea cannabina L.	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	II
Euphorbia rigida Bieb.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I
Scleropoa rigida (L.) Griseb.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	I
Lolium rigidum Gaudin	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I
Paliurus spina-christi	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	I

ТАБЛИЦА 3

Характеристика ассоциации Pinetum pityusae tauricum

Сомкнутость древостоя	0.6	0.3	0.3	0.8	0.3	0.5	0.3	0.8	0.8	0.4	Класс постоянства
Проективное покрытие, %	60	6 (	80	50	60	70	40	50	80	50	
Видовая насыщенность	26	24	34	22	28	34	36	34	34	29	
№ описания	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Вид	класс проективного покрытия										
Характерные виды союза Jasmino-Juniperion excelsae											
Elytrigia nodosa	2	1	+	+	3	5	3	1	5	5	V
Achnatherum bromoides	4	4	4	1	+	+	1	1	+	+	V
Teucrium polium	—	+	+	—	+	+	+	+	—	+	IV
Jurinea sordida	+	+	+	—	+	—	—	+	—	+	III
Jasminum fruticans	—	+	—	—	+	—	—	+	—	+	II
Pistacia mutica	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	I
Juniperus excelsa	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	I
Характерные виды ассоциации Pinetum pityusae tauricum											
Pinus pityusa	5	4	4	5	5	5	3	5	4	3	V
Centaurea diffusa	+	+	—	+	—	+	+	+	+	+	IV
Dorycnium herbaceum	—	+	+	+	—	—	+	+	—	+	III
Linum corymbulosum	+	—	+	—	—	+	+	—	+	+	III
L. austriacum	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—	III
Другие виды (II—V классов постоянства)											
Teucrium chamaedrys	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	V
Poa sterilis Bieb.	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Inula ensifolia L.	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Quercus pubescens	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	IV
Veronica multifida L.	+	—	—	—	+	+	+	+	—	+	III
Hieracium bauhinii Bess.	+	+	+	—	—	—	+	—	+	+	III
Thymus callieri	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+	III
Asperula galioides Bieb.	+	—	—	+	+	—	+	+	—	+	III
Coronilla emeroides	+	+	—	—	—	+	+	—	—	+	III
Seseli gummiferum	+	+	—	—	+	—	+	+	—	—	III
Asparagus verticillatus L.	—	+	—	—	+	—	+	+	—	+	III
Fumana procumbens (Dun.) Gren. et Godr.	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	III
F. arabica	+	—	—	—	+	+	+	—	+	+	III
Astragalus ruprifragus Pall.	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	II
Paliurus spina-christi	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	III
Reseda lutea L.	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	II
Melilotus albus Medik.	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	II
Dactylis glomerata	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	II
Carex cuspidata	+	—	—	—	—	—	+	+	—	+	II
Juniperus oxycedrus	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	II
Scorzonera hispanica L.	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	II
Inula oculus-christi L.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+	II
Convolvulus cantabrica L.	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—	II
Ornithogalum ponticum Zahar.	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	II
Capparis herbacea Willd.	—	+	+	—	—	—	+	—	+	—	II
Centaurea orientalis L.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+	II
Carex halleriana	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	II
Linum usitatissimum L.	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	II
Coronilla scorpioides	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	II
Galium mollugo	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+	II
Hedysarum candidum Bieb.	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	II
Linosyris villosa	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	I
Ruscus ponticus	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	I
Ononis pusilla L.	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	I

ТАБЛИЦА 4

Характеристика ассоциации Phleo-Juniperetum excelsae

Сомкнутость древостоя	0.3	0.3	0.5	0.7	0.3	0.3	0.4	0.3	0.4	0.6	Класс посто-янства
Проективное покрытие, %	50	20	60	100	60	70	60	50	100	50	
Видовая насыщенность	32	30	27	34	49	33	38	29	38	25	
№ описания	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Вид	класс проективного покрытия										
Характерные виды союза Jasmino-Juniperion excelsae											
Juniperus excelsa	2	2	4	5	3	4	2	4	4	5	V
Jasminum fruticans	—	+	2	+	+	+	+	+	—	+	IV
Jurinea sordida	+	—	+	+	+	+	+	—	—	+	IV
Teucrium polium	+	—	—	—	+	+	+	—	+	—	III
Elytrigia nodosa	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	III
Pistacia mutica	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	I
Achnatherum bromoides	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	I
Характерные виды ассоциации Phleo-Juniperetum excelsae											
Phleum phleoides	+	+	+	—	+	—	+	+	+	—	IV
Potentilla taurica	+	—	+	+	+	—	+	+	+	+	IV
Campanula taurica	—	+	+	+	+	+	—	+	+	+	IV
Melica monticola	+	—	+	+	+	—	+	+	—	+	IV
Lappula barbata	+	—	+	+	+	—	+	+	—	+	IV
Alyssum rostratum Stev.	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	III
Filipendula vulgaris	—	+	—	+	+	+	—	—	+	—	III
Alopecurus vaginatus	—	+	—	+	+	+	—	+	—	—	III
Другие виды (II—V классов постоянства)											
Teucrium chamaedrys	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Poa sterilis	+	5	+	5	5	+	4	2	4	2	V
Bromopsis cappadocica (Boiss. et Bal.) Holub	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Paliurus spina-christi	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	IV
Juniperus oxycedrus	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	IV
Thymus callieri	—	1	+	+	+	+	+	—	+	+	IV
Galium mollugo	—	+	—	+	—	+	+	+	+	+	IV
Festuca callieri	+	+	+	—	+	—	+	+	+	—	IV
Helianthemum stevenii Rupr. ex Juz. et Pozd.	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+	III
Inula oculus-christi	+	—	—	—	+	—	+	+	+	—	III
Carex cuspidata	—	—	+	+	—	+	—	+	—	+	III
Asphodeline lutea (L.) Reichenb.	—	+	+	+	—	—	+	—	+	—	III
Veronica multifida	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	II
Hieracium bauhinii	+	—	—	—	—	+	—	+	+	—	II
Brizochloa humilis (Bieb.) Chrtek et Hadeč	+	—	—	—	+	—	+	—	—	+	II
Sedum pallidum Bieb.	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	II
Convolvulus cantabrica	+	—	—	—	+	—	+	—	—	+	II
Asperula galioides	+	—	—	—	+	—	—	+	+	—	II
Dactylis glomerata L. s. l.	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	II
Erysimum cuspidatum	—	—	+	+	+	—	—	+	—	—	II
Coronilla scorpioides	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	II
Fumana procumbens	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	II
Alyssum tortuosum	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	II
Helianthemum salicifolium (L.) Mill.	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	II
Medicago romanica Prod.	+	—	—	—	+	—	—	+	+	—	II
Iris pumila	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—	II
Anthyllis biebersteiniana	—	+	—	—	+	+	—	—	+	—	II
Dianthus capitatus Balb. ex DC.	—	+	—	+	—	+	—	—	+	—	II
Trinia glauca (L.) Dumort.	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+	II
Thlaspi praecox Wulf.	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+	II
Muscari racemosum Mill.	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	II
Scilla autumnalis L.	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	II

Сомкнутость древостоя	0.3	0.3	0.5	0.7	0.3	0.3	0.4	0.3	0.4	0.6	Класс постоянства
Проективное покрытие, %	50	20	60	100	60	70	60	50	100	50	
Видовая насыщенность	32	30	27	34	49	33	38	29	38	25	
№ описания	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Вид	класс проективного покрытия										
Fragaria viridis Duch.	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	II
Euphorbia agraria Bieb.	—	—	—	+	—	+	+	—	+	—	II
Thesium ramosum Horvátovszky	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	II
Trifolium scabrum L.	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	II
Comperia comperiana (Stev.) Aschers. et Graebn.	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	I
Stipa lessingiana Trin. et Rupr.	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	I
Hippocrepis comosa L.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I
Dactylorhiza romana (Seb. et Mauri) Soó	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	I
Iberis saxatilis L.	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	I
Crucianella angustifolia L.	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	I
Euphorbia myrsinites L.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	I
Anacamptis pyramidalis (L.) Rich.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	I

pitatus, *Anacamptis pyramidalis*, *Orchis romana*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Iberis saxatilis*, *Trinia glauca*, *Thlaspi praecox*, *Fragaria viridis*, *Euphorbia agraria*, *Salvia grandiflora*, *Trifolium scabrum*, *Crucianella angustifolia*, *Hypnum cupressiforme* (табл. 4). Дифференциальными являются степные и петрофильные виды, широко распространенные в Горном Крыму (*Thymus callieri*, *Bromopsis cappadocica*, *Asperula galioides*, *Carex cuspidata*, *Asphodeline lutea*, *Helianthemum stevenii*), а негативно-дифференциальными, во-первых, виды нижнего пояса *Pinus pityusa*, *Coronilla emeroides*, *Centaurea diffusa*, *Dorycnium herbaceum*, *Linum corymbulosum*, *L. austriacum*, *Seseli gummiferum*, *Carex halleriana*, *Fumana arabica* и, во-вторых, — типично степные, понтические *Linosyris villosa*, *Bothriochloa ischaemum*, *Agropyron ponticum*, *Carex caryophyllea*, *Eryngium campestre* и др. Обращает на себя внимание почти полное отсутствие видов, общих для данной и ранее указанных ассоциаций (территориально расположенных рядом), в то время как наблюдается много общих видов с территориально отдаленной ассоциацией Linosyri-Juniperetum excelsae.

Ассоциация представлена большим числом фаций, среди которых наиболее распространены Phleo-Juniperetum excelsae jasminosum fruticantis, P.-J. e. poosum sterilis, P.-J. e. elytrigiosum nodosae, P.-J. e. thymosum callieri, P.-J. e. teucriosum chamaedrycis, P.-J.e. helianthemosum stevenii.

Ассоциация Linosyri-Juniperetum excelsae (ass. nova) включает небольшие массивы хвойных лесов, фрагментарно встречающиеся в восточной части ЮБК от Алушты до Карадага. Она отличается характерными видами, типичными для настоящих степей предгорий и низких яйл (за исключением *Pimpinella lithophila*), но которых нет, как указывал еще С. С. Станков (1939, 1941), в центральной части ЮБК. Еще ряд видов встречается с классами постоянства I и II, это: *Artemisia alpina*, *Hedysarum tauricum*, *Rumia crithmifolia*, *Alyssum desertorum*, *Gaudinopsis macra* (табл. 5). Из числа характерных видов союза высокие (IV и V) классы постоянства в ассоциации сохраняют лишь *Juniperus excelsa*, *Jurinea sordida*, *Teucrium polium*, в то время как этот показатель для *Elytrigia nodosa*, *Jasminum fruticans*, *Pistacia mutica* понижается. Дифференциальными для этой ассоциации являются характерные для союза, а также широко распространенные в Горном Крыму виды степей и томилляров — *Poa sterilis*, *Fumana procumbens*, *Inula oculus-christi*, *Veronica multifida*, *Bromopsis cappadocica*, *Asphodeline lutea*, *Helianthemum stevenii*, а негативно-дифференциальными — виды,

ТАБЛИЦА 5

Характеристика ассоциации Linosyri-Juniperetum excelsae

Сомкнутость древостоя	0.4	0.7	0.2	0.5	0.4	0.2	0.2	0.5	0.5	0.2	Класс постоянства
Проективное покрытие, %	80	60	30	50	80	60	50	40	50	20	
Видовая насыщенность	25	27	24	21	25	29	20	26	17	20	
№ описания	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
Вид	класс проективного покрытия										
Характерные виды союза Jasmino-Juniperion excelsae											
Juniperus excelsa	1	4	2	4	4	2	2	+	3	2	V
Jurinea sordida	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	IV
Teucrium polium	+	+	—	+	+	—	+	+	—	+	IV
Achnatherum bromoides	2	2	—	—	—	—	—	+	—	—	II
Elytrigia nodosa	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	I
Jasminum fruticans	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	I
Pistacia mutica	—	2	—	—	—	—	—	—	—	+	I
Характерные виды ассоциации Linosyri-Juniperetum excelsae											
Linosyris villosa	+	+	+	—	+	+	—	+	+	—	IV
Bothriochloa ischaemum	+	—	+	3	+	—	+	+	+	2	IV
Agropyron ponticum	+	—	—	—	+	+	+	—	—	+	III
Carex caryophyllea	—	1	+	2	—	+	—	—	+	—	III
Eryngium campestre	—	+	+	—	+	+	—	—	+	—	III
Pimpinella lithophila	+	—	—	—	+	+	+	+	—	+	III
Другие виды (II—V классов постоянства)											
Teucrium chamaedrys	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Quercus pubescens	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	V
Bromopsis cappadocica	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+	V
Asphodeline lutea	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	IV
Paliurus spina-christi	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	III
Poa sterilis	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	III
Festuca callieri	+	—	+	—	2	2	—	+	—	—	III
Carpinus orientalis	+	+	—	+	—	—	—	+	+	+	III
Inula oculus-christi	—	+	—	+	+	+	+	—	—	—	III
Veronica multifida	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	III
Inula ensifolia	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	II
Agropyron ponticum Nevsky	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	II
Centaurea declinata Bieb.	—	+	+	—	—	+	—	+	—	—	II
Alyssum desertorum Stapf	—	+	—	+	—	—	—	+	—	—	II
Convolvulus cantabrica	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	III
Juniperus oxycedrus L.	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	II
Fumana procumbens	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	II
Potentilla taurica	—	—	—	—	+	+	—	+	+	—	II
Scilla autumnalis	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	II
Alyssum tortuosum Waldst. et Kit. ex Wild.	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	II
Melica transsilvanica Schur	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	II
Helianthemum salicifolium (L.) Mill.	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	II
H. stevenii	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	II
Sideritis montana L.	—	—	+	—	—	—	+	—	—	+	II

типичные для луговых степей яйлы, — *Phleum phleoides*, *Potentilla taurica*, *Melica monticola*, *Lappula barbata*, *Filipendula vulgaris*, *Alyssum rostratum*, *Alopecurus vaginatus*, каменистых обнажений и лесов — *Thymus callieri*, *Asperula galioides*, *Carex cuspidata*, *Galium mollugo*, *Dactylis glomerata*. Ассоциация включает фации Linosyri-Juniperetum excelsae bothriochlosum ischaemi, L.-J. e. poosum sterilis, L.-J. e. festucosum callieri, L.-J. e. elytrigiosum nodosae, L.-J. e. achnatherosum bromoidis и др.

Данные фитоценотических исследований и анализ видового состава синтаксонов хвойных лесов нижнего пояса Горного Крыма свидетельствуют о том, что эти леса флористически достаточно изолированы от других лесов нижнего пояса Горного Крыма и представляют собой дериват плиоценового древнего самобытного ксерофитного генетического комплекса типа прашибляк, в состав которого входили такие виды, как *Juniperus excelsa*, *Pinus pityusa*, *Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica*, *Juniperus oxycedrus*, *Cistus tauricus*, *Jasminum fruticans*, *Colutea cilicica*, *Coronilla emeroides*, *Achnatherum bromoides*, *Jurinea sordida*, *Elytrigia nodosa*, *Fibigia clypeata*, *Teucrium polium*, *Thymus callieri*, *Fumana arabica*, *F. procumbens*, *Helianthemum stevenii*, *Paronychia cephalotes*, *Euphorbia rigida*, *Scilla autumnalis*, *Comperia comperiana*, *Himantoglossum caprinum*, *Crocus angustifolius*. Часть этих видов, например, *Cistus tauricus*, *Arbutus andrachne*, *Colutea cilicica*, *Fibigia clypeata*, *Euphorbia rigida*, отличающихся реликтовой активностью и низкой конкурентной способностью, характерна только для ассоциации Cisto-Arbutetum andrachnis, сохранившей в наибольшей степени черты первичных лесов. Сообщества ассоциации Phleo-Juniperetum excelsae, подымающиеся выше в горы, чем остальные, и слабее защищенные от влияния северных холодных воздушных масс, претерпели значительные изменения. В плейстоцене из их состава выпали более теплолюбивые вечнозеленые виды, а на их место проникли горные лугово-степные, встречающиеся теперь на яйле. Сообщества ассоциации Linosyri-Juniperetum excelsae подверглись экспансии понтических степных видов в голоцене, что характерно для восточной части ЮБК в целом. Ассоциация Pinetum pityusae tauricum отличается обедненным составом первичного реликтового средиземноморского комплекса прашибляка и повышением фитоценотической роли ряда более конкурентоспособных, широко распространенных в Крыму, хорошо приспособленных к хозяйственной деятельности человека средиземноморских видов: *Dorycnium herbaceum*, *Centaurea diffusa*, *Poa sterilis* и др. В настоящее время в западной части ЮБК повсеместно наблюдается инвазия в можжевеловые леса более активных конкурентоспособных элементов гемиксерофильных лиственных субсредиземноморских лесов (*Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*, *Carex halleriana*, *Lithospermum purpureocaeruleum*, *Ruscus ponticus*), что отражается на уровне самых низких синтаксонов — фаций, в которых указанные виды иногда достигают роли доминантов. Одновременно происходит и обратный процесс расширения эколого-ценотической амплитуды, внедрения первичных элементов можжевеловых лесов в горностепные и томиллярные группировки вплоть до самой яйлы (например, *Helianthemum stevenii*, *Fumana procumbens* и др.), чему в немалой степени способствует возрастание роли антропогенного фактора.

Таким образом, результаты флористической классификации позволили отразить существенные аспекты фитоценогенетических и динамических смен хвойных лесов нижнего пояса растительности Горного Крыма.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Ф. К характеристике можжевеловых лесов Крыма. — Журн. Русск. бот. об-ва, 1931, т. 16, № 4, с. 297—312. — *Дидух Я. П.* Опыт классификации ксерофильной полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1456—1466. — *Криштофович А. Н.* Очерк растительности Ласпи и Байдарской долины (Крым). — В Сборн. студ. работ биолог. кружка при Новорос. ун-те, 1908, № 3, с. 1—115. — *Малеев В. П.* Можжевеловый лес на мысе Мартьян в Южном Крыму. — Бот. журн., 1933, т. 18, № 6, с. 446—468. — *Малеев В. П.* Растительность Южного Крыма. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, 1948, т. 25, вып. 1—2, с. 29—48. — *Станков С. С.* От мыса Айя до Феодосии. — Бюл. Никит. бот. сада, 1930, вып. 4, с. 1—19. — *Станков С. С.* Основные черты в распределении растительности Южного берега Крыма. — Бот. журн., 1933, т. 18, № 1—2, с. 66—94. — *Станков С. С.* О нагорных и степных ксерофитах Южного Крыма в связи с географической изменчивостью можжевеловых лесов между Ласпи и Карадагом. — Бот. журн., 1939, т. 24, № 5—6, с. 518—528. — *Станков С. С.* Еще о географической изменчивости можжевеловых лесов Южного берега Крыма между Ласпи и Карадагом. — Бот. журн., 1941, т. 26, № 2—3, с. 162—171. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Ксерофитные редколесья и заросли гемиксерофитных кустарников. — В кн.: География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982, с. 152—157. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дiдух Я. П.* Рiдколiсся ялiвцю високого (Junipereta excelsae) Криму та аналiз їх флори. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 6, с. 753—762. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П.* Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Ботанико-географический очерк. Киев: Наук. думка, 1980.

183 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П.*, *Куковица Г. С.* Государственный природно-заповедный фонд Украины. Заказники и памятники природы. Крым. — В кн.: Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев: Наук. думка, 1980, с. 211—221. — *Horvat I.*, *Glavač V.*, *Ellenberg H.* Vegetation Süd-ost europas. — Geobot. Selecta, N 4. Stuttgart, Gustav Fischer, 1974. 768 S. — *Jakucs P.* Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen Südostmitteleuropas. Budapest, AK., 1961. 314 S.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 XII 1983.

SUMMARY

Coniferous forests are included in a class Quercetea pubescenti-petraeae (Oberd. 48, 57) Jakucs 61, order Orno-Cotinetalia Jakucs 61 and a new alliance Jasmino-Juniperion excelsae. Based on floristic criteria, four associations are distinguished, Cisto-Arbutetum andrachnis, Pinetum pityusae tauricum, Phleo-Juniperetum excelsae, Linosyri-Juniperetum excelsae. These are subdivided into facies according to their dominants. The results of the classification show the essential aspects of phytocoenogenetic and dynamic successions of these forests.

УДК 539.22 : (58+581.524.44) : 582.542.1

Л. Б. Заугольнова, Н. Ф. Михайлова

ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ОСОБЕЙ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *POA PRATENSIS* SUBSP. *ANGUSTIFOLIA* (*POACEAE*)

L. B. ZAUGOLNOVA, N. F. MIKHAILOVA. A STUDY IN THE STRUCTURE OF THE INDIVIDUALS AND COENOPOPULATIONS *POA PRATENSIS* SUBSP. *ANGUSTIFOLIA* (*POACEAE*)

Изучены онтогенез особей *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* семенного происхождения в посеве и развитие особей вегетативного происхождения в посеве и природных ценопопуляциях. Особь представляет собой систему парциальных кустов разного возраста и мощности, соединенных корневищами; предельный возраст кустов — 3—4 года в природных ценозах, в посевах — 2. Возрастная структура ценопопуляций связана с колебаниями возобновительной способности по годам, предельным возрастом кустов и активностью побегообразования кустов разного возраста. Плотность ценопопуляции влияет на мощность, скорость развития кустов и структуру особей. В посеве увеличивается энергия кущения, возрастает доля генеративных кустов, быстрее происходит дезинтеграция особей. Стратегия вида характеризуется высокой ценотической толерантностью, конкурентной мощностью и реактивной способностью. Отмечена противоэрозионная роль вида.

В настоящее время можно считать общепринятой необходимость разносторонних знаний о характере популяционной стратегии видов для рационального использования их в хозяйственных целях. Наибольший интерес в этом плане представляют вегетативно подвижные биоморфы. Интерес к популяционной структуре этих видов не ослабевает прежде всего в связи с тем обстоятельством, что многие из них способны длительное время поддерживать фитомассу и численность ценопопуляции за счет вегетативного разрастания и размножения. Изучение вегетативно подвижных злаков (Kershaw, 1962; Егорова, 1976, 1982), осок (Kershaw, 1962; Смирнова, 1968; Гращенкова, 1974; Ломакина, 1974; Noble e. a., 1979; Заугольнова, Родионова, 1983) и растений других систематических групп (Донскова, 1968; Смирнова, Торопова, 1974) свидетельствует о том, что даже среди ограниченного набора длиннокорневищных растений уже выявляются несходные типы поведения (Смирнова, 1983). Можно заметить, что у всех вегетативно подвижных видов растений особое значение для понимания их популяционного поведения имеет изучение морфологической структуры особей и ее изменчивости в процессе онтогенетического развития. Исследование онтогенеза всего растения и развития его частей представляет основной путь изучения особенностей и прогноза динамики ценопопуляций растений этой жизненной формы.

Онтогенетический метод был использован для исследования широко распространенного в лесной и лесостепной зонах злака — *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (L.) Arcang. мятлика узколистного — доминанта и субдоминанта суходольных лугов и луговых степей. Многие исследователи (Семенова-Тянь-Шанская, 1951; Петрашев и др., 1952; Кирсанов, 1967) отмечают кормовые достоинства и высокие почвозащитные свойства этого вида. Мятлик узколистный образует очень плотное сплетение корней и корневищ в верхнем слое почвы; по данным Г. М. Зозулина (1959), на 1 м² насчитывается до 350 погонных метров корневищ, а глубина проникновения корней составляет 55 см. Эти качества позволяют широко использовать этот вид как хороший задернитель.

Материалы по морфологии и популяционной структуре собраны [1] Л. Б. За-

[1] В сборе материала в природных сообществах принимала участие Е. Г. Щербакова, которой авторы выражают благодарность.

угольновой в следующих природных сообществах: на остепненной опушке леса (участки 1, 2) по правому берегу р. Оки в 1981—1982 гг. (Тульская обл.) в ассоциации с доминированием *Festuca rubra* L., *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* и участием лугово-степных видов (*Festuca valesiaca* Gaud., *Fragaria viridis* Duch., *Salvia pratensis* L. и др.); на остепненном суходольном лугу по левому берегу р. Оки (Московская обл.) в ассоциации с доминированием мятлика узколистного и осоки ранней *Carex praecox* Schreb. (уч. 3); на участке луговой степи близ дороги с абсолютным доминированием мятлика (Воронежская обл. — уч. 4). Экотопические условия участков оцениваются по шкале Л. Г. Раменского следующими баллами по увлажнению и богатству почвы: участки 1—2 — 60 и 11; 3 — 55 и 12; 4 — 52 и 13; проективное покрытие изменяется от 70—80 на участках 1—2 до 90—100 % на 3—4. В посевах мятлика узколистного материал собрала Н. Ф. Михайлова на опытном питомнике Всесоюзного научно-исследовательского института земледелия и защиты почв от эрозии (Курская обл.) в 1976—1979 гг., участок расположен на склоне с крутизной 7° со слабосмытыми черноземными почвами.

Мятлик узколистный — длиннокорневищный многолетник, обладающий обширным евразиатским ареалом (Цвелев, 1976). Взрослая особь представляет собой совокупность парциальных кустов, соединенных гипогеогенными корневищами; в кусте обычно насчитывается небольшое (3—5) число интравагинальных побегов. По этому количественному признаку он отличается от весьма сходного по структуре мятлика лугового (Егорова, 1980). В исследованных природных сообществах нам не удалось обнаружить семенное потомство, хотя семена у мятлика образуются в значительном количестве (100—180 на 1 побег). Развитие семенного ряда четко прослеживается при изучении посевов. Всходы появляются на 5—7-й день после посева, через 1—1.5 мес формируются боковые побеги в пазухе 3—4-го ассимилирующего листа; при летнем посеве к началу зимы развиваются 1—2 побега II порядка и растение переходит от ювенильного в имматурное состояние (рис. 1, *б*, *в*). Весной кущение продолжается и в результате формируется дерновина, содержащая побеги II и III порядков (взрослые вегетативные растения). Общее число побегов в дерновине 7—10, диаметр 1.2—1.5 см. В такой дерновине уже можно обнаружить остатки отмерших побегов I и II порядков (рис. 1, *г*), хотя корневые системы их функционируют. В случае выживания перезимовавших побегов I и II порядков в конусе нарастания в апреле—мае происходит дифференциация генеративных органов. Появление генеративных побегов в мае—июне знаменует переход в молодое генеративное состояние (рис. 1, *д*). После отмирания генеративных побегов начинается быстрый рост вневлагалищных плагиотропных побегов, возникающих на побегах I и II порядков, и растение переходит в зрелое состояние (рис. 1, *е*). Горизонтальная часть вневлагалищных побегов становится корневищем, а в основании ортотропной части в результате осеннего кущения формируется парциальный куст. К началу второй осени растение представляет собой систему сравнительно близко расположенных (1—3 см) парциальных кустов. Одновременно при достаточном количестве тепла и влаги активизируются микробиологические процессы, разрушаются отмершие побеги I—III порядков и между парциальными кустами семенного растения нарушается физическая связь. С этого момента особь превращается в клон, состоящий из кустов (простых индивидов) и многокустовых особей разной мощности и возраста (рис. 1, *ж*, *з*). В сеяных травостоях это состояние наступает на 2-м году жизни растений.

В посевах к 3-му году, а также в природных сообществах ценопопуляции мятлика узколистного представлены особями вегетативного происхождения. Основной структурной единицей таких особей являются парциальные кусты, которые различаются по возрасту, числу ортотропных побегов и молодых корневищ (отбегов), соотношению вегетативных и генеративных, живых и отмерших побегов. Предлагаемая классификация парциальных кустов (рис. 2) учитывает все перечисленные признаки и позволяет представить себе, как возникают, развиваются и отмирают парциальные кусты. Каждый новый куст образуется в зоне кущения плагиотропного побега при выходе его на поверхность. Плагиотропный побег в свою очередь образуется из почек возобновления в базальной части ортотропного побега (в кусте предыдущего порядка). Рост плагиотроп-

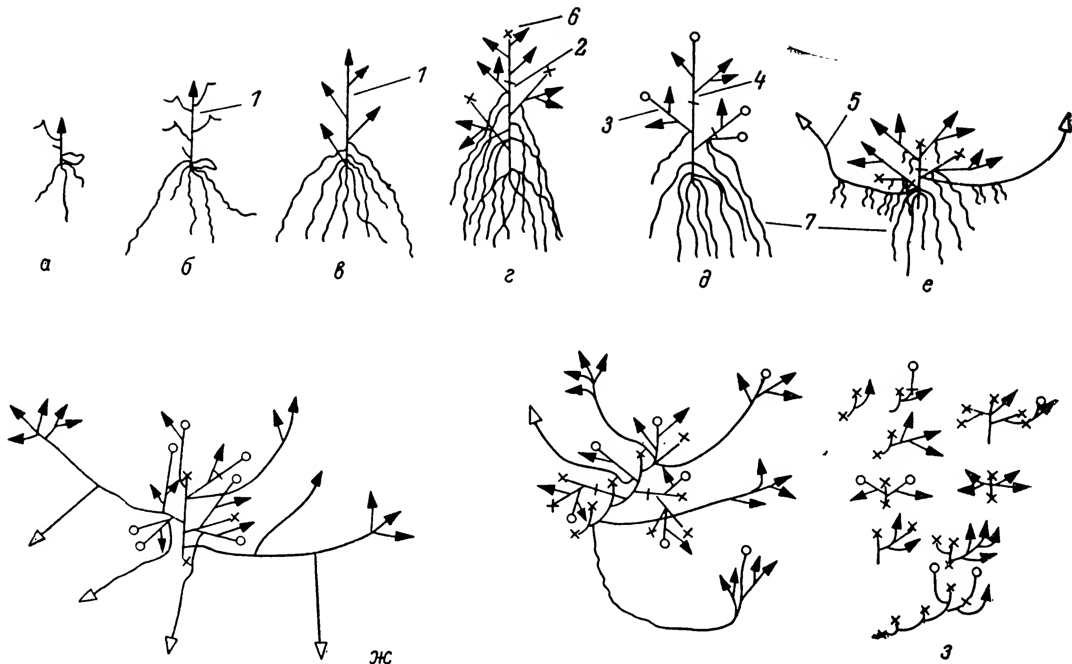


Рис. 1. Онтогенез семенной особи *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* в посеве.

Возрастные состояния: *а* — всход, *б* — ювенильное, *в* — имматурное, *г* — взрослое вегетативное, *д* — молодое генеративное, *е* — зрелое нецветущее, *ж* — зрелое генеративное, *з* — клон из простых индивидов. Побеги: *1* — укороченные вегетативные, однолетние; *2* — многолетние; *3* — полурозеточные генеративные, моноциклические; *4* — дициклические; *5* — удлиненные плагиотропные в состоянии отбега; *6* — отмершие; *7* — придаточные корни. Для *ж* и *з* корни не показаны.

ных побегов начинается в июне—июле (в этом состоянии он носит название отбега); в августе—сентябре развиваются ассимилирующие листья и может происходить летне-осеннее кущение — формируются новые парциальные кусты. Как правило, в природных сообществах образуется не более одного порядка плагиотропных побегов в год. На плагиотропной части побега (длиной 3—25 см) образуется примерно одна почка на 1—2 см длины, но почки отмирают уже к лету следующего года, поэтому плагиотропные побеги не ветвятся. В зоне кущения однолетнего ортотропного вегетативного побега формируется до 5—6 пазушных почек, из верхних образуется 2—4 ортотропных, а из нижних — 1—3 плагиотропных побега. Вегетативные побеги в исследованных сообществах доживают до 3 лет (редко до 4), хотя отмирание возможно на любом этапе их развития. Спящие почки сохраняются на ортотропных побегах не более одного года. На многолетних побегах образуются 1—2 почки возобновления в год. Генеративные побеги в природной обстановке чаще всего дициклические, редко — озимые моноциклические или трициклические. В посевах преобладают озимые моноциклические, редко встречаются дициклические. Длительность жизни побегов определяет существование парциального куста как целостного образования, максимальный условный возраст кустов составляет 3—4 года.

Развитие кустов может осуществляться на разном уровне мощности (рис. 2) и состояния (вегетативное, генеративное). В исключительных случаях (неблагоприятные микроусловия) побег вообще не ветвится в течение всей жизни. Как правило, отбеги образуются на кустах 1—2-го года жизни и очень редко — на трехлетних мощных кустах. По мере развития парциального куста энергия ветвления побегов более высоких порядков падает: если побег I порядка может за сезон образовать до 5—6 боковых, то побег II порядка — 2—3, а III — 1—2. Аналогично с возрастом побега уменьшается энергия ветвления. Снижение энергии побегообразования связано с уменьшением числа как узлов, образующихся за год, так и живых почек в расчете на побег. Эти процессы отражают старение побега и в конечном итоге — старение куста. Поскольку отмирать могут побеги любого возраста, уже у двулетних кустов (а в посеве и у однолетних)

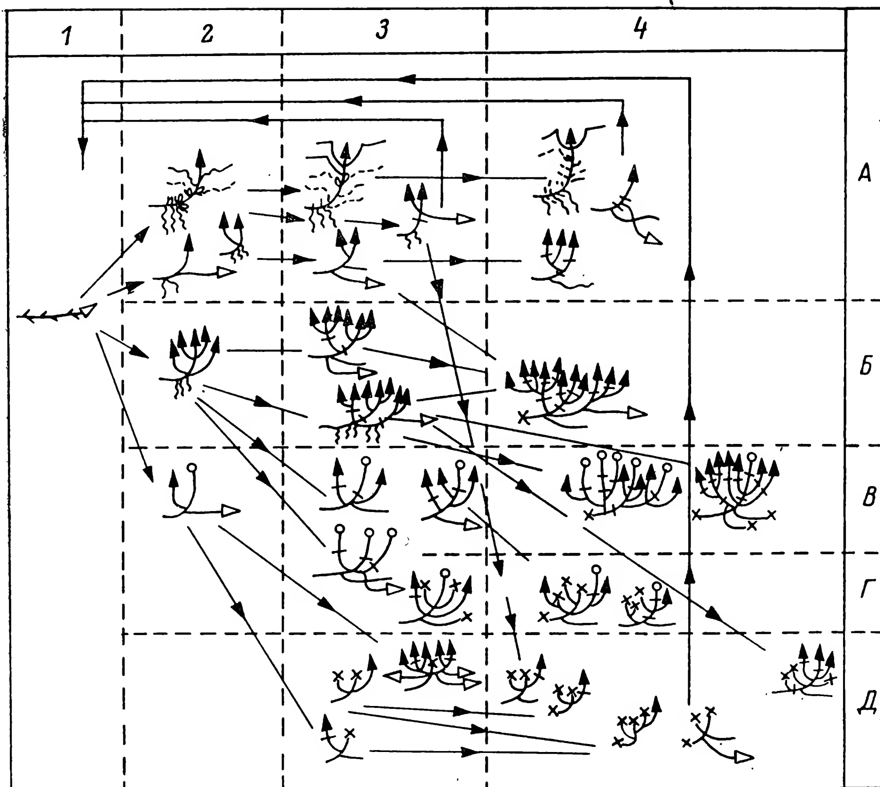


Рис. 2. Парциальные кусты *Poa pratensis* subsp. *angustifolia*.

Возраст: *1* — до 2—3 мес, *2* — до 1 года, *3* — до 2 лет, *4* — до 3—4 лет. Состояние кустов: *А* — вегетативные маломощные, *Б* — вегетативные мощные, *В* — генеративные разной мощности, *Г* — генеративные с отмершими побегами, *Д* — вегетативные с отмершими побегами. В верхней части рисунка — структура вегетативных побегов с листьями и почками возобновления. *Стрелками на прямых линиях* показаны возможные переходы. Обозначения те же, что и на рис. 1.

можно обнаружить пеньки отмерших побегов; кусты одинакового возраста могут содержать разное число отмерших побегов.

В отличие от природных ценопопуляций развитие кустов в посеве как бы спрессовано во времени — они развиваются быстрее с образованием нескольких порядков побегов в год. В результате парциальные кусты 1-го года имеют такую же структуру, как трехлетние кусты в природных сообществах (соответственно возраст куста сокращается до 1—2 лет). Вполне возможно предположить, что в кустах с большим числом отмерших побегов на образование новых тормозящее влияние оказывает наличие некротических тканей. В случае быстрой деструкции отмерших побегов такое влияние снимается, что способствует образованию новых отбегов, а затем и парциальных кустов. Хотя морфологическое состояние парциальных кустов с преобладанием отмерших побегов внешне аналогично старческому состоянию, однако наличие живых побегов с почками определяет возможность дальнейшего разрастания и замены старого куста новым. Такое состояние правильнее было бы назвать квазисенильным (Работнов, 1978). Процессы омоложения обеспечивают возможность длительного вегетативного самоподдержания ценопопуляций вида. Постоянное перемещение вновь возникших парциальных кустов в пространстве, смена процессов старения и омоложения, быстрое развитие и распад кустов, высокая реактивность развития побегов в связи с изменениями внешних условий, — все эти свойства парциальных кустов мятлика узколистного предопределяют лабильность его популяционного поведения.

У мятлика узколистного совокупность парциальных кустов составляет сложный индивид или систему парциальных кустов. Анализ положения парциальных кустов в такой системе, а также структура индивидов, извлеченных без

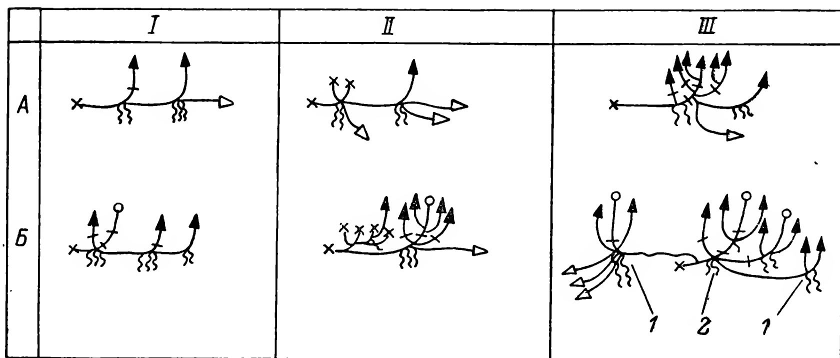


Рис. 3. Многокустовые особи *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (сложные индивиды).

А — вегетативные: маломощные без отмерших побегов (*I*), с отмершими побегами (*II*), мощные (*III*); *Б* — генеративные: маломощные без отмерших побегов (*I*), с отмершими побегами (*II*), мощные (*III*). Кусты: *1* — проксимальные, *2* — промежуточные.

нарушения их целостности, позволяют представить себе разнообразие особей у этого вида. Наличие в природных популяциях значительного числа однокустовых (простых) индивидов свидетельствует о том, что отделение единичных парциальных кустов — довольно частое явление, которое может иметь место на любом этапе развития куста. Разнообразие простых индивидов позволяет думать, что в такой форме смена вегетативных поколений может осуществляться длительное время. К сожалению, установить общую продолжительность их полного онтогенеза практически невозможно. Даже наличие большого числа отмерших побегов не является признаком, указывающим на быстрое и полное отмирание простого индивида. Благодаря быстрой автономизации каждого нового побега, образующего собственную корневую систему, всегда сохраняются шансы не только для продления жизнедеятельности куста, но и усиления ее у вегетативного потомка в случае улучшения условий. Стимулами для усиления роста могут быть местные нарушения, производимые насекомыми, дождевыми червями, роющими животными.

Многокустовые системы, как вегетативные, так и генеративные, различаются прежде всего своей мощностью (рис. 3). Системы, содержащие значительное число отмерших побегов, мы не склонны рассматривать в качестве старых, т. е. не имеющих перспективы для дальнейшего разрастания. Такие системы вполне способны к омоложению и даже усилению роста при улучшении условий. Выделяемые по мощности варианты можно рассматривать как моменты в серии последовательных смен состояний, при этом смена носит циклический характер.

На основе изучения структуры парциальных кустов мятлика узколистного мы попытались провести анализ некоторых ценопопуляций этого вида. Природные ценопопуляции характеризовались резко различной плотностью (см. таблицу). Кусты различались по возрасту, положению в системе (проксимальные и промежуточные — см. рис. 3), состоянию (вегетативные, генеративные), наличию отбегов и отмерших побегов. При увеличении плотности ценопопуляций в 10—20 раз в пространственном ряду доля кустов, способных к образованию отбегов, падает примерно в 2 раза. Число отбегов, образующихся в расчете на парциальный куст, уменьшается в 2 раза при увеличении плотности в 10 раз и остается постоянным при дальнейшем увеличении плотности. Даже при очень высокой плотности ценопопуляции 30 % кустов способны образовывать отбеги. Максимальная годовая скорость увеличения ценопопуляции, определенная на основе числа почек, из которых возможно образование отбегов, составляет 6 отбегов на куст в год. Если учесть, что кусты живут 3 года, то равновесная скорость роста ценопопуляции (т. е. обеспечивающая сохранение существующей численности) должна составлять 0.3 отбега на куст. Можно заметить, что лишь в одной ценопопуляции текущая скорость роста оказалась ниже равновесной (см. таблицу, участок 3). Ни в одной из наблюдаемых ценопопуляций скорость роста не достигает максимально возможной, однако наибольшая скорость роста отмечена в природной ценопопуляции с малой плотностью. Такая связь позво-

Характеристика ценопопуляций *Poa pratensis* subsp. *angustifolia*

Признак	Участки, годы				Посев 1979 г.
	1 1981	2 1982	3 1982	4 1982	
Плотность кустов на 0.1 $м^2$	32	11	103	215	40
Кусты, в % от общего числа					
1-го года	23.1	43.8	36.9	37.2	37.5
2-го года, проксимальные	40.4	36.5	38.8	45.6	20.0
2-го года, промежуточные	9.6	13.5	14.6	15.3	42.5
3-го года	23.1	5.2	9.7	1.9	0
4-го года	3.8	1.0	0	0	0
Кусты с отбегами, в % от общего числа кустов					
1-го года	7.7	27.1	13.6	14.4	0
2-го года	30.8	32.3	0	17.7	7.5
3-го года	3.8	3.1	0	0.4	0
Кусты, в % от общего числа					
Вегетативные					
С одним побегом	38.5	12.5	36.9	40.0	12.5
Более одного побега	57.7	55.2	48.5	51.2	42.5
Генеративные 1-го года	0	4.2	1.0	0	20.0
» 2-го года	3.8	23.9	9.7	8.4	25.0
» 3-го года	0	4.2	3.9	0.4	0
Простые индивиды, в % от общего числа кустов	—	14.6	24.3	36.7	62.5
Кусты с отмершими побегами, в % от общего числа кустов	11.5	16.7	13.6	28.4	—
Среднее число отбегов на куст	2.1	1.9	1.4	1.2	4.0
Скорость роста популяции *	0.9	1.2	0.1	0.3	0.3
Среднее число на куст					
вегетативных побегов	2.3	3.8	2.9	3.0	2.0
генеративных побегов	1.0	1.3	1.1	1.0	1.0

* Отношение числа отбегов к числу парциальных кустов.

ляет предполагать наличие внутрипопуляционных механизмов, регулирующих скорость роста ценопопуляций этого вида.

Возрастная структура обнаруживает некоторые черты сходства в широком диапазоне плотности ценопопуляций: 1) преобладают кусты 1—2-го года жизни; 2) кусты 4-го года жизни встречаются редко и отмечены лишь в ценопопуляции с низкой плотностью и достаточным увлажнением; 3) ежегодно только часть кустов образует отбеги, наибольшую роль в их образовании играют кусты 1—2-го года жизни. Сходство возрастной структуры на разных участках в один и тот же год и различия в одном местообитании в разные годы свидетельствуют о том, что погодичные колебания условий оказывают более существенное влияние на этот параметр по сравнению с воздействием эколого-ценотических условий. Мощность кустов и доля генеративных среди них также могут изменяться под влиянием условий года: в более влажном 1982 г. увеличились участие многопобеговых кустов и доля генеративных (см. таблицу, участок 2). Высокая плотность ценопопуляции отрицательно влияет как на мощность кустов, так и на их генеративность. При увеличении плотности ценопопуляции сокращается длительность жизни кустов и увеличивается участие кустов, представляющих собой простой индивид. Изменение этих показателей под влиянием плотности, видимо, взаимосвязанно и может свидетельствовать о том, что в таких условиях кусты развиваются и отмирают быстрее и образование многокустовых индивидов затруднено. Происходит лишь возобновление кустов, а размножение сведено к минимуму. Такое явление можно отнести к разряду эндогенных популяционных регуляций в условиях, когда плотность ценопопуляции находится на пределе экологической емкости среды.

Анализ парциальных кустов позволяет выявить особенности поведения мятлика узколистного в посеве на 4-й год существования, когда агроценопопуляция представлена растениями вегетативного происхождения. В посеве снижа-

ется доля кустов, образующих отбеги, они формируются лишь у двулетних кустов. Правда, среднее число отбегов на куст в 2—4 раза выше, чем в природных ценопопуляциях. Полностью отсутствуют кусты трехлетнего возраста, т. е. развитие и старение происходят быстрее, чем в природных ценопопуляциях со сходной плотностью. Сопоставление общего числа отбегов и числа однолетних кустов показывает, что эти величины близки друг другу, т. е. малое число возникающих отбегов все же способно обеспечить поддержание того уровня численности, которое наблюдается в год учета. В посеве относительно велика доля генеративных кустов, правда, в благоприятные годы она может увеличиваться и в природных популяциях до того же уровня; резко возрастает доля кустов, представляющих простые индивиды, т. е. в посеве быстрее осуществляется дезинтеграция сложных индивидов.

Весьма характерной чертой популяционной стратегии мятлика узколистного является сочетание низкой фитомассы отдельных парциальных кустов (от 0.05 до 2 г) с высокой фитомассой ценопопуляции (от 100 до 400 г/м^2). Для сравнения отметим, что сходную побеговую фитомассу создают ценопопуляции дерновинного злака — ковыля перистого. Эффект, определяющий сравнительно высокую конкурентную мощность ценопопуляций мятлика, достигается за счет высокой возобновительной способности в сочетании с высокой лабильностью парциальных кустов. Эти качества определяют и почвозащитные свойства вида. Его мелиоративные возможности усиливаются, во-первых, за счет концентрации органической массы в приземном и поверхностном слоях почвы, во-вторых, за счет создания мелкоячеистой сети, состоящей из парциальных кустов — центров закрепления — и коммуникаций в виде корневищ. Поскольку число побегов в центрах закрепления и расстояния между ними изменяются в малых пределах, масса органики распределяется в ценопопуляциях относительно равномерно. Образование мелкоячеистой растительной сетки в приземно-подземном слое агроценоза и природных сообществ создает такую конструкцию травостоя, которая не только обеспечивает устойчивость вида по отношению к агентам водной эрозии, но и стабилизирует почвенный покров.

Обзор структуры парциальных кустов, особей и ценопопуляций мятлика узколистного дает возможность характеризовать популяционное поведение данного вида. В природной обстановке поддержание численности и фитомассы ценопопуляций достигается путем вегетативного размножения с омоложением. Вид обнаруживает черты высокой реактивности, которые проявляются в быстрой смене кустов, разнообразии путей их развития и чутких ростовых реакциях на изменение обстановки. Этому виду свойственны черты ценотической толерантности — кусты могут существовать на очень низком уровне жизненности, ценопопуляции способны создавать высокую плотность и сохранять в этих условиях стабильность отдельных параметров благодаря, видимо, внутренним регуляторным механизмам. Хотя фитомасса отдельных парциальных кустов мала, фитомасса ценопопуляций соразмерна с такими же показателями конкурентномощных видов. Устойчивость этого вида в сообществе определяется всей совокупностью перечисленных черт поведения. Эти свойства лежат в основе его высокой противоэрозионной устойчивости и позволяют рассматривать мятлик узколистный как один из наиболее важных компонентов травостоя, обеспечивающего защиту почвы от водной эрозии, особенно на склоновых суходольных лугах в лесостепной и лесной зонах.

ЛИТЕРАТУРА

Гращенкова В. С. Онтогенез и численность популяций осоки ранней (*Carex praecox* Schreb.) и осоки весенней (*C. caryophyllea* Latour.): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1974. 22 с. — *Донскова А. А.* Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* M. B.) в условиях высокогорья Кавказа. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, № 4, с. 47—62. — *Егорова В. Н.* Большой жизненный цикл *Bromus inermis* Leyss. на пойменных лугах р. Оки. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, № 3, с. 90—93. — *Егорова В. Н.* Мятлик луговой (*Poa pratensis* L.). — В кн.: Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 1. М.: Изд-во МГПИ, 1980, с. 68—79. — *Егорова В. Н.* Структура и динамика цепопопуляций *Bromus inermis* (*Poaceae*) в пойменных ценозах р. Оки. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 71—80. — *Заугольнова Л. Б.*, *Родионова Л. Л.* Развитие парциальных кустов и динамика ценопопуляций *Carex supina* Willd. ex Wahl. — Науч. докл. высш. шк., Биол. науки, 1983,

№ 2, с. 65—71. — *Зозулин Г. М.* Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — Тр. Центр.-Черноозем. гос. зап., 1959, вып. 5, с. 3—314. — *Кирсанов Н. А.* Дерновые покрытия и организация сбора семян дернообразующих трав на аэродромах гражданской авиации. М.: Изд-во М-ва гражданской авиации СССР, 1967. 42 с. — *Ломакина Г. А.* Онтогенез, численность и возрастные спектры популяций осоки толстостолбиковой (*Carex pachystylis* J. Gay): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1974. 24 с. — *Петрашев А. П.*, *Тулаев А. Я.*, *Хашба Л. Х.* Укрепление обочин и откосов травяным покровом. М.: Дориздат, 1952. 57 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с. — *Семенова-Тянь-Шанская А. М.* Роль растительности в развитии эрозионных процессов на Приволжской возвышенности. — Тр. БИН, сер. 3. Геоботаника, 1951, вып. 7, с. 114—133. — *Смирнова О. В.* Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубравы. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968, с. 155—182. — *Смирнова О. В.* Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов (на примере равнинных широколиственных лесов европейской части СССР и липняков Сибири): Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1983. 36 с. — *Смирнова О. В.*, *Торопова Н. А.* О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Изд-во МГПИ, 1974, с. 56—69. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Kershaw K. A.* Quantitative ecological studies from Landmannahellier, Iceland. II. The rhizome behaviour of *Carex bigelowii* and *Calamagrostis neglecta*. — J. Ecol., 1962, vol. 50, N 1, p. 171—179. — *Noble J. C.*, *Bell A. D.*, *Harper J. L.* The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. — J. Ecol., 1979, vol. 67, N 3, p. 983—1008.

МГПИ им. В. И. Ленина,
Всесоюзный научно-исследовательский институт
земледелия и защиты почв от эрозии,
Курск.

Получено 18 III 1985.

SUMMARY

Poa pratensis subsp. *angustifolia* is a long-rhizome plant; the individual consists of one tuft (simple individual) or many tufts (compound individual), which are connected by rhizomes. Maximal age of tufts is 3-4 years in natural populations, and 2 years — in culture. Prevailing in natural populations, one-two year tufts play the leading role in the formation of new rhizomes and in the sequel — new tufts. The correlation of tufts in age, size, and the degree of reproduction varies every year. The lifetime, size, and the degree of reproduction are negatively correlated with the density of population. The portion of simple individuals and reproductive tufts increases in culture. The strategy of this species is characterized by high coenotic tolerance, concurrent capacity and lability.

УДК (581.4+581.8) : (581.47+581.48) : 582.572.2 : (582+575.32)

Г. Г. Оганезова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДА И СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *ALLIOIDEAE* (*LILIACEAE*), В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ

G. G. OGANEZOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERS OF SEED AND FRUIT IN SOME MEMBERS OF THE SUBFAMILY *ALLIOIDEAE* (*LILIACEAE*) IN RELATION TO THEIR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

На основе изучения плодовой и семенной оболочек представителей подсем. *Allioideae* подтверждена его естественность в объеме триб *Allieae* и *Agapantheae*. Выявлена сравнительная примитивность трибы *Agapantheae*. Род *Allium* по некоторым признакам (тип вскрывания плода) должен быть признан наиболее примитивным в трибе *Allieae*. Наибольшее сходство по структуре плода и семени обнаружено между представителями трех подсемейств: *Allioideae*, *Scilloideae* и *Asparagoideae*.

Растения, обладающие специфическим луковым запахом, еще с долиннеевских времен относились к лилейным. Многие авторы до сих пор разделяют эту точку зрения и включают их в состав сем. *Liliaceae* (Melchior, 1964; Thorne, 1965, 1983). В 1858 г. J. G. Agardh впервые выделил сем. *Alliaceae*, положив начало оживленной дискуссии по этому вопросу. В 1934 г. J. Hutchinson на основании строения соцветия перенес луковые из семейства лилейных в семейство амариллисовых, что также стало предметом дискуссии (Traub, 1968). Большинство современных систематиков считают необходимым выделение отдельного сем. *Alliaceae* (Savile, 1962; Тахтаджян, 1966, 1970; Takhtajan, 1980; Huber, 1969; Traub, 1972a, b; Schulze, 1980; Dahlgren, 1983), при этом обычно отмечается близость между семействами *Alliaceae* и *Amaryllidaceae* (Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Dahlgren, 1983).

До полного завершения предпринятого нами исследования лилейных мы придерживаемся системы A. Engler (Engler, Prantl, 1888) с учетом корректив, внесенных в нее во втором издании «Die natürlichen Pflanzenfamilien» K. Krause (1930) и в «Syllabus. . .» H. Melchior (1964), рассматривающих луковые как подсемейство сем. *Liliaceae*.

Целью настоящей работы являются обоснование таксономической целостности подсем. *Allioideae* и установление степени его родства с остальными подсемействами лилейных (Оганезова, 1980, 1981, 1982, 1984а, б). Изучены следующие роды триб *Allieae* и *Agapantheae*: *Allium*, *Nectaroscordum*, *Nothoscordum*, *Ipheion*, *Triteleia*, *Milla*, *Brodiaea*, *Agapanthus* и *Tulbaghia*. За неимением материала триба *Gillesieae*, эндемичная для Чили и Перу, не изучена. Из перечисленных родов обычными для флоры Кавказа являются только *Allium* и *Nectaroscordum*, виды *Agapanthus umbellatus* и *Ipheion uniflorum* имеются в оранжерее Института ботаники АН АрмССР. Это позволило провести исследование развития плодов и семян данных родов. У остальных родов была изучена только кожура зрелого семени. Использовали метод просветления тканей раствором жавелевой воды.

Луковые и особенно луки чрезвычайно популярный объект биологических исследований. Существует обширная литература по кариологии, морфологии и другим вопросам. Мы ограничимся только обзором данных по эмбриологии и анатомии плода и семени луковых. По сводке E. Daumann (1970), для родов

Allium, а также *Agapanthus* и *Nothoscordum* характерны септальные нектарники. В работах H. Lonay (1907), F. Netolitzky (1926), K. Schnarf (1929), К. В. Каменского (1931), H. Stenar (1932, 1933, 1949), П. Магешвари (1954), R. Wunderlich (1959), G. Davis (1966) и H. Huber (1969) приводятся сведения по эмбриологии и анатомии семенной кожуры луков и луковых. Согласно данным перечисленных авторов, семенная кожура у представителей подсем. *Allioideae* составлена обоими интегументами, но в зрелом семени сохраняется ткань лишь наружного интегумента, внутренний сминается. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента имеют специфическое строение — особый тип утолщения клеточной стенки. Развивается многослойная ткань эндосперма с утолщенными клеточными стенками; у луковых встречаются и гелобиальный, и нуклеарный типы эндосперма. Есть сведения о редком для луков явлении полиэмбрионии (Schiirhoff, 1922), о развитии придатков семени (элайосом) из фуникулуса (Speta, 1972).

В литературе идет оживленная дискуссия о типе семязачатка в гинецее луков: кампилотропном (Geitler, 1955; Weber, 1929), амфитропном (Соколов, 1968) или анатропном (Устинова, 1944; Murphy, 1946; Глущенко, 1956; Гваладзе, 1960). Г. А. Комар (1983) в своем обзоре по морфологии семяпочки лилейных, обсуждая материалы по роду *Allium*, склоняется к мнению М. А. Миркамилова (1975), который считает, что у луков трудноопределяемый тип семяпочки, промежуточный между анатропным и амфитропным типами. У остальных родов подсем. *Allioideae* семязачаток анатропный (Комар, 1983).

Второй дискуссионный вопрос — тип нуцеллуса луков. Часть авторов считают его крассинуцеллятным (Устинова, 1944; Савченко, Комар, 1965), другие — тенуинуцеллятным (Haberlandt, 1923; Модилевский, 1925, 1928; Hasitschka-Jenschka, 1957; Hakansson, Levan, 1957; Гваладзе, 1960; Соколова, 1968; Миркамилов, 1971). И. Д. Соколов (1968), изучавший семязачаток *Allium cepa*, приводит следующее описание: в готовой семяпочке лука нуцеллус сохраняется только в халазальной части зародышевого мешка, внутренний интегумент мощный — из 4 рядов клеток, наружный — представлен 6 слоями клеток. По Соколову, нуцеллус луков из-за утолщения клеточных стенок (это явление было обнаружено Porter, 1936; Murphy, 1946; Hakansson, Levan, 1957) теряет способность к делению и растяжению и при росте зародышевого мешка сминается; T. Porter (1936) считает, что утолщение стенок нуцеллуса способствует его сохранению. Обнаруженные нами особенности структуры обоих интегументов и нуцеллуса луков несколько отличаются от вышеприведенных.

Результаты исследований

Род *Allium* L. среди луковых самый крупный по числу видов (500—600 — Stearn, 1944; Введенский, 1963), обладает наиболее широким ареалом (Древнее Средиземноморье, Гималаи, Восточная Азия, Северная и Центральная Америка). Общеизвестны системы рода, разработанные A. Don (1832) и E. Regel (1874). Выделенные этими авторами секции, с точки зрения А. И. Введенского (1935), весьма искусственные. Существует более современная система, предложенная H. Traub (1968, 1972b), по которой род делится на 3 подрода — *Amerallium*, *Allium*, *Nectaroscordum*. Нам она представляется также искусственной, мы больше склоняемся к мнению P. Wendelbo (1971), И. В. Чешмеджиева (1971) и других, которые признают самостоятельность рода *Nectaroscordum*. В последние годы много сделано для уточнения видового состава и переоценки внутриродовых отношений луков, особенно в связи с их изучением в составе флор Турции, Ирана, Афганистана и Северной Америки (Saghir e. a., 1966; Wendelbo, 1966, 1968, 1969; Zahariadi, 1968; Ecberg, 1969a; Чолокашвили, 1977). W. Stearn (1960) изучил виды родов *Allium* и *Milula*, произрастающих в Гималаях; эта работа была дополнена исследованиями L. Ecberg (1969b), который выделил для гималайских луков новый подрод *Bromatorrhiza*. Однако современная монография рода до сих пор еще не написана.

Мы в своей работе основывались на предварительной схеме системы рода *Allium*, предложенной Р. В. Камелиным (1973). Согласно этой схеме, мы изучили представителей 4 подродов — *Allium*, *Rhizirideum*, *Melanocrommyum*

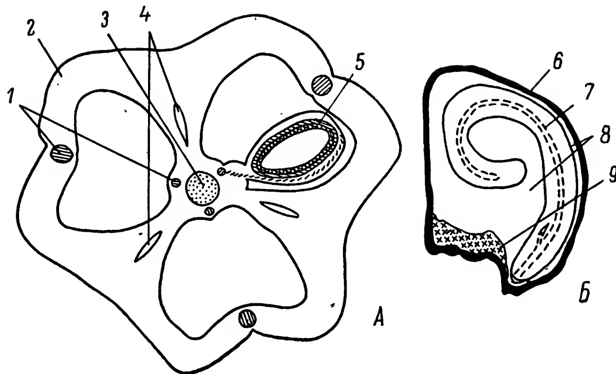


Рис. 1. Схема строения завязи (*А*) и зрелого семени (*Б*) *Allium akaka*.

1 — проводящие пучки, 2 — наружная стенка завязи, 3 — рыхлая паренхима колонки, 4 — септальные нектарники, 5 — семязачаток с двумя интегументами и нуцеллусом, 6 — семенная кожура, 7 — зародыш, 8 — эндосперм, 9 — остатки нуцеллуса. Увел.: *А* — 240, *Б* — 180.

и *Amerrallium*, неисследованными остались подроды *Bromatorrhiza* и *Caulorhizideum*. Изучены виды: *Allium flavum* L., *A. jajlae* Vved., *A. porrum* L., *A. vineale* L., *A. fuscoviolaceum* Fomin, *A. sphaerocephalon* L., *A. oleraceum* L., *A. affine* Ledeb., *A. silicicum* Boiss., *A. victorialis* L., *A. fistulosum* L., *A. karsianum* Fomin, *A. schoenoprasum* L., *A. rubellum* Bieb., *A. stamineum* Boiss., *A. senescens* L., *A. hymenorrhizum* Ledeb., *A. albidum* Fisch. ex Bess., *A. narkissiflorum* Vill., *A. glaciale* Vved., *A. strictum* Schrad., *A. giganteum* Regel, *A. akaka* S. G. Gmel., *A. cardiostemon* Fisch. et Mey., *A. materculae* Bordz., *A. atropurpureum* Waldst. et Kit., *A. albopilosum* Wright., *A. karataviense* Regel, *A. rosenbachianum* Regel, *A. suworovii* Regel, *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don, *A. oreophilum* C. A. Mey., *A. neapolitanum* Cyr., *A. acuminatum* Hook., *A. subhirsutum* L., *A. cernuum* Roth., *A. moly* L., *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. tuberosum* Rotl. ex Spreng., *A. farreri* Stearn., *A. vulgare* L. (51 образец).[1]

Завязь обычно трехгнездная (рис. 1, *А*), но, по данным Миркамилова (1971), могут быть и отклонения — от одно- до пятигнездной. Толщина стенки завязи варьирует у разных видов от 4 до 9 слоев изодиаметрических паренхимных клеток. Наружная эпидерма покрыта кутикулой, клетки которой отличаются от клеток основной паренхимы утолщением наружной клеточной стенки, а иногда и радиально вытянутой формой клеток. Выстилающая эпидерма обычно не выделяется, но у некоторых видов в клетках этого слоя выражены утолщения внутренних клеточных стенок. Септальные нектарники, щелевидные по форме, покрыты палисадным эпителием. В гинецее развиваются проводящие пучки: вентральные — в центре синкарпной завязи и дорсальные — в средней части наружной стенки каждого ее гнезда. Центральная часть завязи — место схождения всех трех плодолистиков. В литературе отсутствует соответствующий термин для его обозначения. Может быть, имеет смысл называть его колонкой завязи, также как центральную часть лизикарпного гинецея, поскольку можно считать доказанной гомологичность этих структур для обоих типов завязей (Melchior, 1964; Волгин, Тихомиров, 1980). Центральная часть завязи луков заполнена рыхлой паренхимой.

В процессе созревания плода происходят изменения его тканей — утолщаются клеточные стенки наружной и выстилающей эпидермы, паренхима разрастается. В полностью зрелых плодах происходят обычные для плодов-коробочек процессы — ткани сжимаются, частично разрушаются, хорошо сохраняются только наружная и выстилающая эпидермы за счет утолщения клеточных стенок. Плод вскрывается при разрушении рыхлой паренхимы центральной части завязи.

Наружный интегумент семязачатка состоит из 5—6 слоев клеток. Его на-

---

[1] Образцом называем совокупность плодов и семян, собранных с растений одной популяции или присланных по одному номеру индекса семян. В пределах одного образца изучали 5—7 семян.

ружная эпидерма составлена изодиаметрическими клетками с утолщенной наружной стенкой, внутренняя эпидерма — прямоугольными, тангентально вытянутыми, между ними развиваются 3—4 слоя неправильно-прямоугольных или овальных клеток паренхимы. Внутренний интегумент составлен двумя слоями веретеновидных клеток, которые даже при незначительном скашивании среза трудно различимы и могут восприниматься как кутикулярная прослойка между тканями. У некоторых видов на стадии зрелого семязачатка имеет место дифференциация нуцеллярной эпидермы (*A. akaka*, *A. silicicum*, *A. cardiostemon*). Наружный слой нуцеллуса отличается от остальных слоев более крупными размерами, изодиаметрической формой клеток и незначительным уплотнением наружной клеточной стенки. Оставшиеся 1—2 слоя нуцеллуса более мелкоклеточные (рис. 2, *А*).

Полученные нами данные не позволяют согласиться с Соколовым (1968), который приводит для семязачатка луков сведения о многослойном, крупноклеточном внутреннем интегументе и разрушении нуцеллуса к моменту вызревания зародышевого мешка. Наша точка зрения подтверждается и работой G. Hasitschka-Jenschka (1957); на приводимом в ней рисунке семязачатка лука строение внутреннего интегумента полностью согласуется с нашим описанием.

В процессе созревания семени происходит дифференциация тканей наружного интегумента — развивается негомогенное утолщение наружной клеточной стенки наружной эпидермы, паренхима разрастается, внутренняя эпидерма не выделяется. Внутренний интегумент сохраняет прежнюю структуру, нуцеллус разрушается (рис. 2, *Б*). Начинается формирование ткани эндосперма.

В тканях семенной кожуры дозревающего семени идет процесс отложения фитомеланов (Huber, 1969). Внутренний интегумент разрушается. Формируется многослойный эндосперм. В полностью зрелых семенах (рис. 1, *Б*) из-за большой концентрации фитомеланов и сильного сминания клеток паренхимы особенности структуры тканей семенного покрова плохо различимы (рис. 2, *В*). После обработки жавелевой водой выявляется следующее. Кожура зрелого семени у всех изученных нами видов составлена только тканью наружного интегумента. Наружная эпидерма покрыта кутикулой и состоит из клеток, имеющих значительно утолщенные (у некоторых видов гребневидные) наружные клеточные стенки. Основная часть фитомеланов концентрируется в наружной части утолщения оболочки, оставляя непигментированными самый внутренний участок наружной клеточной стенки и остальные, неутолщенные участки клеточных стенок наружной эпидермы (рис. 2, *Г*). У одних видов (*A. akaka*, *A. victorialis*, *A. neopolitanum*) вся паренхима сминается, у других (*A. hymenorrhizum*) остается несмятой или сминается частично. Установить какую-то связь между степенью сжатия паренхимы и систематическим положением отдельных видов не удалось. Очевидно, этот признак зависит от степени развития утолщений клеточных стенок наружной эпидермы и основной паренхимы. Под эпидермой развивается слой клеток с более или менее утолщенной наружной клеточной стенкой, остальные слои паренхимы составлены обычными, тангентально вытянутыми, тонкостенными клетками. Внутренняя эпидерма не выражена. Эндосперм многослойный, обычно со значительно утолщенными клеточными стенками, но у некоторых видов (*A. glaciale*, *A. jajlae*) утолщение клеточных стенок незначительно.

Род *Nectaroscordum* Lindl. — олиготипный. Мы изучили почти все его виды — *N. tripedale* (Trautv.) Grossh., *N. siculum* (Ucria) Lindl., *N. dioscoridis* (Subth. et Smith) Stank., за исключением *N. persicum* Bocum (7 образцов). В 1966 г. P. Wendelbo описал вид *N. koelzii*, позднее он был отнесен к роду *Allium* (Persson, Wendelbo, 1979); мы этот вид не изучали.

Nectaroscordum отличается от близкого рода *Allium* наличием 3—7 жилок на листочках околоцветника (у *Allium* 1 жилка) и дисковидно расширенными основаниями цветков. Ареал древнесредиземноморский. Камелин (1973) считает, что в облике представителей рода *Nectaroscordum* можно видеть некоторые черты общего для *Nectaroscordum* и *Allium* предкового типа. Завязь трехгнездная, плацентация — центрально-угловая, но в отличие от рода *Allium* сравнительно немногочисленные семязачатки нектароскордума прикреплены ближе к основанию завязи, оставляя свободной ее верхнюю и среднюю части. Проводящие

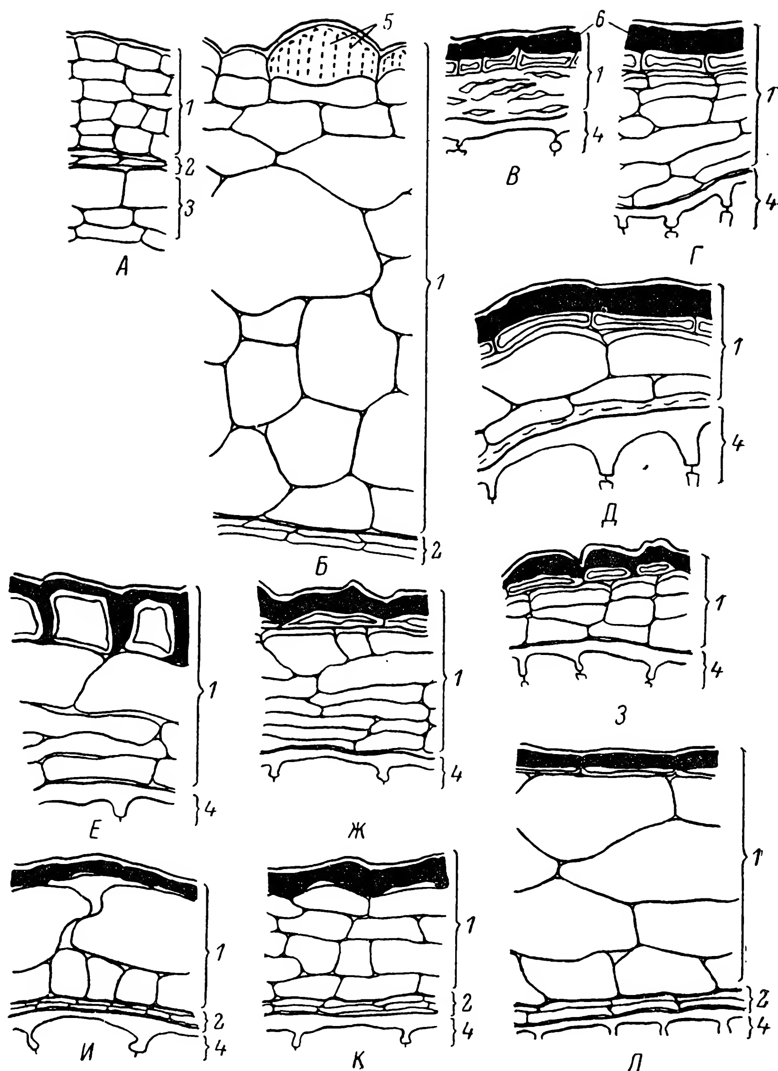


Рис. 2. Строение покровов семязачатка (*А*), семенной кожуры дозревающего (*Б*) и зрелых (*В—Л*) семян луковых. Увел. 140.

А, Б — *Allium akaka*; *В, Г* — *A. victorialis* (*В* — до обработки, *Г* — после обработки жавелевой водой); *Д* — *Nectaroscordum tripedale*; *Е* — *Nothoscordum bivalve*; *Ж* — *Brodiaea hyacinthina* (обработано жавелевой водой); *З* — *Triteleia laxa*; *И* — *Ipheion uniflorum*; *К* — *Agapanthus umbellatus*; *Л* — *Tulbaghia violacea*. *1* — наружный интегумент, *2* — внутренний интегумент, *3* — нуцеллус, *4* — эндосперм, *5* — негомогенное утолщение клеточной стенки наружной эпидермы наружного интегумента, *6* — накопление фитомеланов в наружной части вторичного утолщения клеточной стенки эпидермы наружного интегумента.

пучки завязи развиваются, как у рода *Allium*. Септальные нектарники не щелевидные, как у *Allium*, а зигзагообразные с боковыми карманами. Они выстланы радиально вытянутыми клетками железистого эпителия. В центральной части завязи развивается рыхлая паренхима, структура стенки завязи очень похожа на таковую в роде *Allium*. Таким же образом протекает и процесс созревания оболочки плода. Здесь стоит отметить особенно быстрое развитие нектарников, которые образуют большие полости в перегородках завязи. В отличие от рода *Allium* зрелый плод *Nectaroscordum* вскрывается не только по центральному шву, а каждое гнездо завязи разрывается по центру. Возможно, это связано с характером плацентации семян *Nectaroscordum*.

Семязачаток *Nectaroscordum* покрыт двумя интегументами, наружный из 6 слоев крупных, прямоугольных клеток, со слегка развитым утолщением наружной клеточной стенки наружной эпидермы; внутренний — из 2 слоев узких тангентально вытянутых клеток; сохраняются 2—3 слоя клеток нуцеллуса. Созревание покровов семени сходно с таковым у представителей рода *Allium* —

в наружном интегументе разрастаются наружная эпидерма со значительным утолщением наружной клеточной стенки и ткань основной паренхимы, внутренний интегумент и нуцеллус разрушаются, формируется эндосперм.

Семенная кожура зрелого семени составлена только тканью наружного интегумента и очень похожа по структуре на зрелую семенную кожуру представителей рода *Allium* — наружная эпидерма покрыта тонкой кутикулой и окрашена фитомеланами в темно-коричневый цвет, структура утолщений этого слоя такая же, как в роде *Allium*, клеточные стенки в субэпидермальном слое почти не утолщены, основная паренхима сминается. Эндосперм составлен клетками с более или менее утолщенными клеточными стенками (рис. 2, *Д*).

Род *Nothoscordum* Kunth. небольшой по объему, 35 видов[2] — Traub (1954) приводит лишь 18, распространен в Старом и Новом Свете, относится к группе родов, замещающих в Южной Америке отсутствующий там род *Allium*. Изучены виды *Nothoscordum bivalve* (L.) Britton и *N. inodorum* (Aiton) Nicholson (9 образцов).

Семенная кожура зрелого семени составлена только тканью наружного интегумента и по структуре очень сходна с таковой рода *Allium* (рис. 2, *Е*). Следует отметить лишь некоторые различия, замеченные у изученных видов. У *Nothoscordum bivalve* клетки наружной эпидермы крупные,изодиаметрические, утолщение наружной клеточной стенки менее значительное, чем у *N. inodorum*, характерная для луковых неравномерная пигментация клеточных стенок этого слоя заметна даже без особой обработки, тогда как у *N. inodorum*, так же как у представителей рода *Allium*, структурные особенности наружной эпидермы выявляются только после просветления в жавелевой воде.

Род *B r o d i a e a* Sm. Около 10 видов этого рода приурочены к западу Северной Америки. Изучали виды *B. laxa* S. Wats, *B. douglasii* S. Wats и *B. hyacinthina* (Lindl.) Baker (4 образца).

Семенная кожура зрелого семени составлена только наружным интегументом. Трапециевидные клетки наружной эпидермы покрыты тонкой кутикулой и по структуре не отличаются от таковых в роде *Allium*, так же как у луков развивается утолщение наружной клеточной стенки субэпидермального слоя. Эндосперм составлен клетками с незначительно утолщенными стенками (рис. *2*, *Ж*).

Род *T r i t e l e i a* Dougl. ex Lindl. Все 16 видов этого рода распространены на западном побережье Америки. Изучали виды *Triteleia laxa* Benth., *T. tubergeni* Lenz. и *T. bridgesii* Greene (7 образцов). Зрелая семенная кожура составлена только из ткани наружного интегумента. Структурных отличий от семенной кожуры в роде *Brodiaea* нет (рис. 2, *З*).

Род *M i l l a* Cav. Все 6 видов рода распространены в Центральной Америке. Изучен вид *Milla uniflora* R. Grah. (1 образец). Кожура зрелого семени составлена только тканью наружного интегумента. Структурные отличия от родов *Brodiaea* и *Triteleia* не отмечены.

Род *I p h e i o n* Rafin. 25 видов этого рода распространены на западе Америки — от Мексики до Чили. Изучен вид *I. uniflorum* (R. C. Grah.) Rafin. (6 образцов). Строение завязи, плацентация семязачатков обычного для лилейных типа. Структура стенки завязи и зрелого плода отличается от таковой у представителей рода *Allium* только наличием в основной паренхиме млечников, выстланных дифференцированным эпителием и отсутствием рыхлой паренхимы в колонке завязи.

Структура семязачатка и процесс созревания семени во многом сходны с таковыми в роде *Allium*. В зрелых семенах наружная эпидерма наружного интегумента покрыта тонкой кутикулой и представлена узкими прямоугольными клетками, заполненными фитомеланами. Субэпидермальный слой из крупных клеток, размеры которых немного варьируют, образуя ребра на поверхности семени. Дифференцируется внутренняя эпидерма, она составлена небольшими, почти изодиаметрическими клетками; сохраняются смятые остатки внутреннего

---

[2] Данные по числу видов и их распространению для всех родов, кроме *Allium* и *Nectaroscordum*, приводятся по Melchior (1964) и Willis (1966).

интегумента. Эндосперм составлен клетками с более или менее утолщенными клеточными стенками (рис. 2, *И*).

Род *A g a p a n t h u s* L'Hérit. Олиготипный, распространен в Южной Африке, изучены виды *A. umbellatus* L'Hérit., *A. praecox* Willd. и *A. campanulatus* Leighton (10 образцов).

Структура стенки завязи, тип плацентации заметно не отличаются от таковых у остальных изученных родов луковых. Стенка завязи представлена 15 слоями плотной мелкоклеточной паренхимы, среди клеток которой встречаются идиобласты с рафидами. Проводящая система развивается сходным с родом *Allium* образом, но пучки более крупные. Имеются щелевидные септальные нектарники. Структура зрелого плода-коробочки мало отличается от таковой у остальных представителей луковых. В зрелой коробочке вскрываются гнезда завязи.

Семязачаток двупокровный, имеет обычную для представителей луковых структуру. В зрелом семени фитомеланы маскируют утолщения клеточной стенки наружной эпидермы наружного интегумента, клетки этого слоя прямоугольные, тангентально удлиненные, покрытые тонкой кутикулой. Паренхима слегка сминается, внутренняя эпидерма выделяется своими более мелкими по сравнению с паренхимными клетками. Внутренний интегумент немного сминается, местами теряет клеточную структуру, но остается хорошо различимым. Эндосперм составлен клетками с незначительно утолщенными стенками (рис. 2, *К*).

Род *T u l b a g h i a* L. 25 видов этого рода распространены в тропической и южной Африке. Изучен вид *T. violacea* Harv. (1 образец). Семенная кожура зрелого семени, так же как у представителей рода *Agapanthus*, составлена наружным и внутренним интегументами, дифференциация тканей обоих интегументов происходит сходным с предыдущим родом образом (рис. 2, *Л*).

Обсуждение

В результате проведенного исследования семенной кожуры и плодовой оболочки представителей подсем. *Allioideae* выявилась естественность этой группы лилейных — структура покровов семени и плода во всем подсемействе однотипна. К сожалению, отсутствие материала по трибе *Gillesieae* не дало нам возможности высказаться по вопросу об ее обособленности или даже сомнительности в принадлежности к настоящему подсемейству (Камелин, 1973; Takhtajan, 1980).

Общими признаками семенной кожуры исследованных видов луковых являются следующие: на поверхности семени развивается тонкая кутикула; наружная стенка клеток наружной эпидермы наружного интегумента значительно утолщена и заполнена фитомеланами, маскирующими особенности структуры этого слоя; паренхима хорошо развита; внутренняя эпидерма обычно не выделяется; нуцеллус сохраняется в сформированном семязачатке, но в процессе созревания семени быстро разрушается; эндосперм составлен довольно многочисленными слоями клеток с более или менее утолщенными стенками.

Кроме общей для подсемейства характеристики семенной кожуры, можно выделить признаки, специфичные для каждой из двух исследованных триб семейства.

Триба *Allieae* (*Allium*, *Nectaroscordum*, *Brodiaea*, *Triteleia*, *Milla*, *Ipheicn*): клетки наружной эпидермы пигментируются неравномерно, наиболее интенсивно окрашивается внешняя часть наружной клеточной стенки (исключение — род *Ipheion*); развиваются утолщения наружной клеточной стенки субэпидермального слоя (исключение — роды *Ipheion* и *Nothoscordum*); внутренняя эпидерма не выделяется (исключение — род *Ipheion*); внутренний интегумент полностью разрушается (исключение — род *Ipheion*).

Триба *Agapantheae* (*Agapanthus*, *Tulbaghia*): наружная эпидерма наружного интегумента пигментирована равномерно; выделяется внутренняя эпидерма; сохраняются смятые слои внутреннего интегумента.

Как видно из приведенной характеристики, род *Ipheion* почти по всем выделенным признакам отличается от остальных представителей трибы *Allieae* и по семенным покровам сближается с представителями трибы *Agapantheae*

(равномерная пигментация клеток наружной эпидермы наружного интегумента, дифференциация внутренней эпидермы, наличие остатков внутреннего интегумента). Дает ли это право рассматривать род *Ipheion* в качестве промежуточной группы между изученными трибами? В литературе не высказано каких-либо сомнений относительно принадлежности рода *Ipheion* к трибе *Allieae*, за исключением работы R. Dahlgren и H. Clifford (1982). Эти авторы без какого-либо обоснования включают род *Ipheion*, а также род *Milla* как синоним первого в состав трибы *Gillesieae*.

Такая интерпретация объемов родов *Ipheion* и *Milla* не совсем понятна. До недавнего времени самостоятельность рода *Ipheion* не признавалась, его включали в состав рода *Milla* (Engler, Prantl, 1888; Krause, 1930). Отличия в морфологии, которые позволили выделить *Ipheion* из рода *Milla*, а также вышеописанные признаки в структуре семенной кожуры не позволяют согласиться с объединением этих родов. Что же касается принадлежности рода *Ipheion* к трибе *Gillesieae*, то, как было указано выше, отсутствие материала по этой трибе лишает нас возможности обсуждать этот вопрос. Вне зависимости от решения проблемы родственных отношений родов внутри подсем. *Allioideae* можно сказать следующее: если родство, отмеченное Dahlgren, Clifford (1982), подтвердится, то близость всех трех триб луковых по признакам структуры семенной кожуры будет очевидной. Если же *Ipheion* останется в составе трибы *Allieae*, то структура спермодермы представителей рода *Ipheion* может быть доказательством тесной связи и близких родственных отношений между трибами *Allieae* и *Agapantheae*. Это особенно важно отметить в связи с выделением H. Huber (1969) двух отдельных семейств — *Alliaceae* и *Agapanthaceae*. Полученные нами данные не дают оснований для выделения самостоятельного сем. *Agapanthaceae*.

Что же касается характеристики отдельных родов по признакам семенной кожуры, то в отличие от ранее изученных нами лилейных (Оганезова, 1980, 1981, 1982, 1984а, б) в подсем. *Allioideae* структура семенной кожуры малоспецифична для таксонов такого ранга. Возможно, отсутствие четкой дифференциации родов по семенной кожуре свидетельствует об относительной молодости настоящего подсемейства.

Заслуживает обсуждения также вопрос об особенностях строения плодовой оболочки изученных представителей подсемейства луковых. Несмотря на неполноту сведений (плодовая оболочка изучена всего у представителей 4 родов), можно отметить, что при более или менее общем типе структуры некоторые близкие роды различаются анатомическими признаками строения плода. Так, например, род *Allium* характеризуется наличием щелевидных нектарников, почти не разрастающихся в процессе созревания плода, и развитием специфической паренхимы в центральной части завязи, разрушение которой способствует вскрыванию зрелой коробочки. У близкого же рода *Nectaroscordum* нектарники по форме зигзагообразные, с большими боковыми карманами, сильно разрастающиеся в процессе созревания плода; рыхлая паренхима развивается лишь в верхней части центра завязи, лишенной семязачатков, в зрелых плодах разрываются гнезда завязи. Сходный с *Nectaroscordum* тип раскрывания плода характерен и для *Agapanthus*. Разрыв центрального шва плодолистиков (у рода *Allium*) — признак довольно примитивный и встречается в подсемействах *Melanthioideae* и *Wurmbaeoideae* (Оганезова, 1984а, б), но у луков разрыв происходит за счет разрушения рыхлой паренхимы колонки, тогда как у мелантиевых и вурмбейных просто расходятся швы плодолистиков. Камелин (1973) на основании несрастания листочков околоцветника и большого числа семязачатков считает род *Allium* наиболее примитивным в трибе *Allieae* (не считая рода *Milula*). Обнаруженная нами характерная особенность оболочки плода луков — тип вскрывания плода — единственный признак из всех выявленных в настоящем исследовании, который можно использовать как доказательство их относительной примитивности.

По мнению ряда систематиков (Stenar, 1933; Melchior, 1964; Takhtajan, 1980), триба *Agapantheae* примитивнее трибы *Allieae*. Особенности спермодермы в целом подтверждают эту точку зрения. У *Agapanthus* и *Tulbaghia* несколько менее специализированный тип тканей наружного интегумента, сохраняются

остатки внутреннего интегумента. Разделяя точку зрения об относительной примитивности трибы *Agapantheae*, Камелин (1973) в то же время считает маловероятным и даже невозможным происхождение рода *Allium* от агапантусовых. Вероятно, он прав, действительно в структуре оболочки плода и семени у представителей рода *Allium* не обнаружено признаков большего сходства с представителями трибы *Agapantheae*, чем у остальных представителей трибы *Allieae*.

При сравнении луковых с остальными исследованными нами группами лилейных можно сказать следующее. Наибольшее сходство прослеживается между представителями подсемейств *Allioideae* и *Scilloideae* (Оганезова, 1982). Их сближают признаки структуры плодовой оболочки (септальные нектарники, тип раскрывания плода) и семенной кожуры (близкий тип дифференциации наружного интегумента, сжатие внутреннего интегумента в зрелом семени, участие нуцеллуса в первых стадиях развития семени). Об этом писала еще R. Wunderlich (1959), это получило подтверждение в палиноморфологическом исследовании (Schulze, 1980) и при серологическом изучении белков семян лилейных (Чупов, Кутявина, 1978; Шнеер, 1983). Отмеченные выше признаки обусловливают близость луковых с некоторыми спаржевыми (Оганезова, 1981). При сравнении луковых с представителями *Lilioideae* s. str. (Оганезова, 1980) найти черты сходства затруднительно — между ними практически нет общих признаков в структуре оболочки плода и семени. Также мало подобия в структуре спермодермы зрелого семени между представителями подсемейств *Allioideae*, с одной стороны, и *Melanthioideae* и *Wurmbaeoideae*, — с другой (Оганезова, 1984а, б), но и для луковых, и для мелантиевых характерны участие нуцеллуса в начальных стадиях развития семени и незначительное утолщение клеточных стенок эндосперма. Кроме того, эти три подсемейства сближает тип вскрывания плода по шву (род *Allium* и все мелантиевые и вурмбейные).

В заключение можно отметить, что по исследованному комплексу признаков структуры плода и семени подсем. *Allioideae* достаточно гомогенно и естественно. Оснований для выделения самостоятельного семейства агапантусовых мы не находим.

Некоторые особенности структуры плода и семени позволяют согласиться с точкой зрения Камелина (1973) об относительной примитивности рода *Allium* в трибе *Allieae* и с существующим мнением о примитивности трибы *Agapantheae* в подсемействе. Сходство по структуре семенной кожуры между родом *Ipheion* (триба *Allieae*) и представителями трибы *Agapantheae* подчеркивает лишь относительную и незначительно выраженную примитивность последней. Отсутствие же преимущественного сходства по изучаемым признакам между представителями рода *Allium* и трибой *Agapantheae* дает нам основание согласиться с утверждением Камелина (1973) о невозможности происхождения рода *Allium* от агапантусовых.

Сравнение луковых с остальными изученными нами подсемействами лилейных показало, что существует наибольшее сходство между представителями *Allioideae* и *Scilloideae* (Оганезова, 1982), в несколько меньшей степени выражено сходство между луковыми и спаржевыми (Оганезова, 1981), некоторые признаки сближают луковые с представителями подсемейств *Melanthioideae* s. str. и *Wurmbaeoideae* (Оганезова, 1984а, б). С подсем. *Lilioideae* s. str. (Оганезова, 1980) признаков сходства нет.

ЛИТЕРАТУРА

Введенский А. И. Род *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 141—280. — *Введенский А. И.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 292—361. — *Волгин С. А., Тихомиров В. Н.* О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, № 6, с. 63—74. — *Гваладзе Г. Е.* Эмбриология *Allium schoenoprasum* L. — Сообщ. АН ГССР, 1960, т. 25, № 3, с. 327—334. — *Глущенко Г. И.* Цитоэмбриологические исследования *Allium cepa* L. — Журн. общ. биол., 1956, т. 17, № 1, с. 40—45. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 335 с. — *Каменский К. В.* Морфолого-анатомические особенности сорно-полевых *Liliaceae* — лилейных и *Iridaceae* — касатиковых. — Тр. прикл. бот., ген., сел., 1931, т. 25, № 4, с. 59—101. — *Комар Г. А.* Морфология семяпочек семейства лилейных. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 417—427. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосемянных. М.; Л.:

Изд-во иностр. лит., 1954. 439 с. — *Миркамилов М. А.* Цитоэмбриология видов рода *Allium* L. (секция *Mollium* Don): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1971. 22 с. — *Миркамилов М. А.* Строение семяпочки у видов рода *Allium* L. (секция *Mollium* Don). — Узб. биол. журн., 1975, № 1, с. 75—76. — *Модилевский Я. С.* До вивчення поліембріонii у *A. odorum.* — Віс. Київск. бот. сада, 1925, вып. 2, с. 57—64. — *Модилевский Я. С.* Дальнii цитологичні спостереження у видов *Allium.* — Віс. Київск. бот. сада, 1928, вып. 7—8, с. 9—19. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Lilioideae* s. str. — Биол. журн. Армении, 1980, т. 23, № 5, 487—496. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой. — В кн.: Флора, растительность, растительные ресурсы АрмССР. Ереван: Изд-во Арм. отд. ВБО, 1981, вып. 8, с. 131—148. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых представителей *Liliaceae* в связи с систематикой семейства. II. *Scilloideae.* — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 729—742. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 773—781. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Wurmbaeoideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 10, с. 1317—1327. — *Савченко М. И., Комар Г. А.* Морфология семяпочек некоторых однодольных. — В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосемянных растений. М.; Л.: Наука, 1965, с. 74—113. — *Соколов И. Д.* Развитие семяпочки репчатого лука (*Allium cepa* L.) — Изв. АН ТССР, 1968, сер. биол., № 4, с. 21—27. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. — Л.: Наука, 1970. 145 с. — *Устинова Е. И.* Сравнительно-эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов луков (*Allium*). — Бот. журн., 1944, т. 29, № 5, с. 232—239. — *Чешмеджиев И. В.* Цитосистематическое исследование некоторых видов из рода *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 11, с. 1644—1657. — *Чолокашвили Н. Б.* Обзор кавказских представителей рода *Allium* L. Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси: Мецниереба, 1977, вып. 34, с. 21—33. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—493. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* по результатам серологического исследования белков семян. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 49—54. — *Agardh J. G.* Theoria systematicus plantarum. Lund., 1858. 404 p. — *Dahlgren R.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. — Nord. J. Bot., 1983, N 3, p. 119—149. — *Dahlgren R., Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London; N. Y., 1982. 337 p. — *Daumann E.* Das Blütennektarium der Monokotyledonen unter besonders Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Fed. Repert., 1970, Bd 80, Hf 78, S. 463—590. — *Davis G.* Systematic embryology of angiosperms. N. Y. etc., 1966. 528 p. — *Don A.* A monograph of the genus *Allium.* — Mem. Werner. Nat. Hist. Soc., 1832, N 6, p. 1—102. — *Ecberg L.* Studies in the genus *Allium.* I. A new species of *Allium* (*Liliaceae*) from Turkey. — Bot. Not., 1969a, vol. 122, N 1, p. 20—24. — *Ecberg L.* Studies in the genus *Allium.* II. A new subgenus and new section from Asia. — Bot. Not., 1969b, vol. 122, N 1, p. 57—68. — *Endlicher S.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae, 1836—1840. 1483 p. — *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888, 2 teil, 5 Abt. 162 S. — *Geitler L.* Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum.* — Österr. Bot. Zeit., 1955, Bd 102, N 4—5, S. 460—475. — *Haberlandt G.* Zur Embryologie von *Allium odorum.* — Ber. Dtsh. Bot. Ges., 1923, Bd 41, S. 174—179. — *Hakansson A., Levan A.* Endoduplicational meiosis in *Allium odorum.* — Hereditas, 1957, vol. 43, N 2, p. 179—200. — *Hasitschka-Jenschka G.* Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden. — Österr. Bot. Zeit., 1957, Bd 104, Hf 1/2, S. 1—24. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mit. Bot. St., München, 1969, N 8, S. 222—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. II. Monocotyledons. London, 1934. 243 p. — *Krause K., Liliaceae.* — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 ed., Leipzig, 1930, Bd 15a, S. 227—386. — *Lonay H.* Analyse coordonneé des travaux relatifs a l'anatomie des teguments seminaux. — Arch. Inst. Bot. Univ. Liége, 1907, vol. 4, p. 3—112. — *Melchior H.* Reihe Lilieflorae. — In: Engler's Syllabus der Pflazenfamilien. Berlin. — Nicolassee, 1964, Bd 2, Abt. 12. 666 S.— *Murphy J.* Megasporogenesis and development of the embryosac of *Allium cernuum.* — Bot. Gaz., 1946, vol. 108, N 1, p. 129—136. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926, Abt. 2, Teil B. 346 S. — *Persson K., Wendelbo P.* The taxonomic position of *Nectaroscordum koelzii* (*Liliaceae*). — Bot. Not., 1979, vol. 132, N 1, p. 191—196. — *Porter T.* Development of the megagametophyte and embryo in *Allium mutabile.* — Bot. Gaz., 1936, vol. 98, N 2, p. 317—327. — *Regel E.* Alliorum adhuc cognitorum Monographia. — Acta Hort. Petropol., 1874, vol. 3, N 2, p. 1—226. — *Regel E.* Allii species Asie Centralis. — Acta Hort. Petropol., 1887, vol. 10, N 1, p. 1—87. — *Saghir A., Mann L., Ounbey M., Berg R.* Composition of volatiles in relation to taxonomy of American alliums. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 5, p. 477—485. — *Savile D.* Taxonomic disposition of *Allium.* — Nature (Engl.), 1962, vol. 196, N 4856, p. 792. — *Schiirhoff P.* Zur Polyembryonie von *Allium odorum.* — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1922, Bd 40, N 10, S. 406—481. — *Schnarf K.* Die Embryologie der *Liliaceae* und ihre systematische Bedeutung. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 1929, math.-nat. Kl. Bd 138, Abt. 1, S. 69—92. —*Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. V. *Alliaceae.* —Wiss. Zeit. Schiller-Univ. Jena, 1980, math.-nat., Bd 29, N 4, S. 596—606. — *Speta F.* Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. — Nat. Jar. Stadt. Linz, 1972, Bd 18, S. 15—19. — *Stearn W. T.* Notes on the genus *Allium* in old world. — Herbertia, 1944, vol. 11,

N 1, p. 11—34. — *Stearn W. T. Allium* and *Milula* in the central and eastern Himalaya. — Bul. Brit. Mus., 1960, Bot., vol. 2, N 6, p. 11—119. — *Stenar H. S.* Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Nothoscordum fragrans* Kunth. und *N. striatum* Kunth. — Svensk. Bot. Tidskr., 1932, vol. 26, p. 25—44. — *Stenar H.* Zur Embryologie der Agapanthus-Gruppe. — Bot. Not., 1933, vol. 86, N 3, p. 520—530. — *Stenar H.* Zur Kenntnis der Embryologie und der Raphidenzellen bei *Bowiea volubilis* und anderen Liliaceen. — Acta Horti-Bergiani, 1949, Bd 15, N 3, S. 45—63. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 226—359. — *Thorne R. F.* Synopsis of a putative phylogenetic classification of the flowering plants. — Aliso, 1965, vol. 6, N 4, p. 57—66. — *Thorne R. F.* Proposed new realigments in the angiosperms. — Nord. J. Bot., 1983, N 3, p. 85—117. — *Traub H. P.* The genus *Nothoscordum.* — Plant Life, 1954, vol. 10, N 1, p. 123—127. — *Traub H. P.* The subgenera, sections and subsections of *Allium* L. — Plant Life, 1968, vol. 24, N 2, p. 147—163. — *Traub H. P.* The order *Alliales.* — Plant Life, 1972a, vol. 28, N 1, p. 129—132. — *Traub H. P.* Genus *Allium* L.—subgenera, sections and subsections. — Plant Life, 1972b, vol. 28, N 2, p. 132—137. — *Weber E.* Die Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Gattung *Allium.* — Bot. Arch., 1929, Bd 25, Hf 1/2, S. 1—44. — *Wendelbo P.* New taxa and synonyms in *Allium* and *Nectaroscordum* of SW Asia. — Acta Hort. Gotob., 1966, vol. 28, N 1, p. 15—55. — *Wendelbo P.* Some new species of *Allium* (*Liliaceae*) from *Afganistan.* Studies in the flora Afganistan. — Bot. Not., 1968, vol. 121, N 2, p. 277—296. — *Wendelbo P.* New subgenera, section and species of *Allium.* —'Bot. Not., 1969, vol. 122, N 1, p. 25—37. — *Wendelbo P. Alliaceae.* — In: *Rechinger K.* Flora Iranica. Graz, 1971, vol. 76, 100 p. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1966. 1214 p. — *Wunderlich R.* Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. — Österr. Bot. Zeit., 1959, Bd 106, Hf 3, S. 203—293. — *Zahariadi C.* Taxonomie intuitive et taxonomie numerique dans la delimitation supraspecifique du genre *Allium* (fam. *Alliaceae*). — Bul. Stiin. Acad. Rep. Pop. Rômana, Bucureşti, 1968, vol. 20, N 5, p. 397—401.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 17 IV 1984.

SUMMARY

The structure of the pericarp and seed coat confirms the subdivision of the subfamily *Allioideae* into tribes *Allieae* and *Agapantheae*. The latter was found to be comparatively primitive. According to some characters (the type of fruit dehiscence) the genus *Allium* must be considered as the primitive in the tribe *Allieae*. Most closely related in fruit and seed structure are the members of subfamilies *Allioideae*, *Scilloideae*, *Asparagoideae*.

УДК 582.677.1 : 581.162.1 : 581.8

Н. И. Габараева

РАЗВИТИЕ ЭКЗИНЫ У *MICHELIA FUSCATA* (*MAGNOLIACEAE*) В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ОРГАНЕЛЛ МИКРОСПОР И ТАПЕТУМА

N. I. GABARAYEVA. THE DEVELOPMENT OF THE EXINE IN *MICHELIA FUSCATA* (*MAGNOLIACEAE*) IN CONNECTION WITH THE CHANGES IN CYTOPLASMIC ORGANELLES OF MICROSPORES AND TAPETUM

Изучено развитие примэкзинового матрикса *Michelia fuscata* в тетрадном периоде и молодой экт- и эндэкзины в начале посттетрадного периода. Построение примэкзинового матрикса у этого вида отклоняется от основного пути развития, характерного для покрытосеменных, и представляет собой не образование единого фибриллярного слоя, в котором затем дифференцируются простолбики эктэкзины, а отложение на плазмалемму дискретных пузырьковидных единиц. Эти единицы матрикса синтезируются аппаратом Гольджи и выделяются за плазмалемму путем экзоцитоза. Последующее отложение липидного вещества и на его основу — протоспорополленина (протоСП) — происходит между группами пузырьковидных единиц матрикса, а на его поверхности — сплошным слоем с образованием простолбиков и протектума. После освобождения микроспор из тетрад протектум и простолбики значительно утолщаются, пропитываясь спорополленином (СП) тапетального происхождения и тем самым превращаясь в тектум и столбики молодой микроспоры. В основании столбиков возникает белая линия центральной ламеллятности (БЛЦЛ), которая является границей раздела между экт- и эндэкзиной. На наружной поверхности БЛЦЛ откладывается подстилающий слой, а под ней формируются ламеллы эндэкзины. К наиболее активным в этот период органеллам следует отнести аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум (ЭР), который представлен в основном агранулярной формой. Отмечено постоянное присутствие в периферической цитоплазме сложных лабиринтоподобных агрегатов гладкого ЭР. Предполагается существенная роль этих образований в построении матрикса примэкзины как возможных мест синтеза и транспорта липидных веществ, возможно — терпеноидных предшественников протоСП. Прослежены изменения пластид и липидных глобул в кортикальной цитоплазме, а также параллелизм некоторых процессов в тетраспорах и тапетуме, связанный с образованием проорбикул и их дальнейшим развитием. Подчеркивается сходство способа отложения и строения примэкзинового матрикса *M. fuscata* и некоторых голосеменных.

Исследования развития спородермы являются необходимыми, так как только они могут дать правильную и исчерпывающую информацию о наличии, способе отложения и последовательности формирования всех слоев этой сложно устроенной оболочки. Характер стратификации спородермы имеет для палинологов и систематиков первостепенное значение, но изучение структуры лишь зрелой пыльцы и спор может привести к существенным ошибкам в интерпретации полученных данных, так как нередко в процессе развития маскируются, становятся неразличимыми некоторые слои спородермы. Изучение развития оболочки пыльцы и спор интересно также и с позиций общей цитологии, потому что как бы сложно ни была устроена спородерма, она все же является продуктом деятельности клетки. Поскольку понять закономерности формирования клеточной оболочки можно только при строгом параллельном изучении протопласта и оболочки (Данилова, 1978), многие работы по развитию спородермы проводятся с учетом изменения цитоплазматических органелл; не менее важно параллельное изучение тапетума, который играет важную роль в развитии спородермы в посттетрадный период.

Для решения вопросов систематики и филогении крайне важно изучение развития спородермы примитивных покрытосеменных, в том числе подкласса

Magnoliidae. Пока работ по развитию спородермы растений этой группы мало (Мейер, 1977; Zavada, 1984).

В настоящей статье изложены результаты исследования развития спородермы *Michelia fuscata* Blume в дотетрадный, тетрадный и начале посттетрадного периодов, а также введены некоторые термины, которые будут полезны для работы и распространены в зарубежной литературе.

Материал и методика

Материал собран и зафиксирован в Батумском ботаническом саду. Фрагменты тычинок из бутонов разного возраста *M. fuscata* фиксировали 3%-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7.3) с добавлением сахарозы при комнатной температуре в течение 24 ч с постфиксацией 2%-ным раствором OsO_4. Зафиксированный материал заливали в эпон; полученные на ультратоме LKB ультратонкие срезы изучали в микроскопе Tesla-BS-500. Контрастирование ультратонких срезов проводили уранил-ацетатом и цитратом свинца, а окрашивание параллельно изготовляемых полутонких срезов для светового микроскопа — 1 %-ным раствором толуидинового синего.

Результаты исследования

I. Дотетрадный период: стадия микроспороцита (пролептотена мейоза). Мы различаем 3 периода развития микроспор: 1) дотетрадный — сюда входят премейоз и мейоз — результатом которого является образование четырех микроспор (последняя стадия дотетрадного периода); 2) тетрадный период, в течение которого происходит заложение индивидуальной оболочки каждой из четырех микроспор тетрады; в этом периоде различаем раннюю, среднюю и позднюю тетрадные стадии; 3) посттетрадный период (или период свободных микроспор), в котором также различимы несколько стадий; из них в данной работе рассматривается лишь первая — стадия молодых микроспор. Над плазмалеммой виден уже значительный слой каллозы, которая продолжает откладываться материнской клеткой микроспор (МКМ). Под плазмалеммой, имеющей ровный профиль, преимущественно находятся гладкие цистерны ЭР, отчленяющие пузырьки. Цистерн и пузырьков Гольджи очень мало. Хроматин в ядре находится в диспергированном состоянии, кое-где начинается его конденсация, предшествующая формированию осевых тяжей в хромосомах — будущих членах синаптонемных комплексов. Наблюдаются значительные ядерные вакуоли (расширения перинуклеарного пространства). Цитоплазма МКМ значительно светлее таковой окружающих тапетальных клеток вследствие гораздо меньшего числа свободных рибосом. Пластиды МКМ в основном чашевидные; в цитоплазме наблюдаются липидные глобулы.

II. Ранняя тетрадная стадия. Плазмалемма микроспор в тетраде приобретает извитый профиль. В ее углублениях, под каллозой, появляются компактные скопления электронно-плотного, мелкогранулярного вещества, имеющие в зависимости от плоскости среза удлиненный или округлый контур — палочковидные тельца (rod-like bodies — табл. I, *1*, *2*). Эти тельца окружены электронно-прозрачным веществом, которое в свою очередь ограничено едва заметным ореолом тонкофибриллярного вещества. Эти везикулярные образования представляют собой структурные единицы примэкзины. Такие же образования с палочковидными тельцами внутри видны в цитоплазме под плазмалеммой, но здесь они ограничены двойной мембраной (табл. I, *3*). В поисках возможного источника этих пузырьков обнаружено, что наиболее часто они находятся в ассоциации с диктиосомами. Из органелл, встречающихся в ассоциации с плазмалеммой, также следует выделить цистерны агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР — табл. I, *3*, *4*). Постепенно везикулярные структуры, содержащие палочковидные тельца, накапливаются на поверхности плазмалеммы и образуют там слой (табл. I, *4*). Следует отметить, что, кроме отдельных цистерн АЭР, в цитоплазме микроспор наблюдаются агрегаты ЭР с определенным образом извитыми цистернами, напоминающие лабиринты, причем краевые цистерны этих агрегатов расходятся радиально в окружающую

цитоплазму наподобие щупальцев, протягиваясь в том числе и к плазмалемме (табл. I, *4*, *5*). Эти латеральные цистерны лабиринтоподобных агрегатов несут рибосомы, тогда как центральные изогнутые цистерны ЭР их лишены. В периферической цитоплазме находятся также чашевидные пластиды, содержащие в своих полостях элементы ЭР и рибосомы (табл. I, *5*); их строма не содержит осмиофильных глобул. Там же часто встречаются глобулы липидов светло-серого цвета (табл. I, *4*); иногда эти глобулы вплотную подходят к плазмалемме. Цитоплазма содержит довольно много свободных рибосом.

Постепенно число везикулярных структур с палочковидными тельцами внутри, оказывающихся на поверхности плазмалеммы, возрастает, и эти элементы примэкзины распределяются на ней в 3—4 слоя (табл. I, *5*) на всех участках поверхности микроспоры, кроме апертурного района, где плазмалемма прямо примыкает к каллозной оболочке; в предапертурных районах число слоев пузырьковидных единиц — один-два (табл. II, *3*). В местах будущей апертуры плазмалемму подстилают изнутри цистерны АЭР (табл. II, *3*).

III. Средняя тетрадная стадия. Позднее границы между структурными единицами примэкзины, содержащими палочковидные тельца, становятся хорошо выраженными. Это происходит вследствие отложения между ними умеренно электронно-плотного аморфного вещества. На перпендикулярно ориентированном к поверхности микроспоры срезе видно, что серое аморфное вещество откладывается в виде радиально направленных тяжей между группами везикулярных единиц примэкзинового матрикса (табл. II, *1*), а на поверхности примэкзины ложится сплошным слоем, вследствие чего на косых срезах поверхностные единицы матрикса оказываются лежащими как бы в ячеях сетки, образованной серым аморфным веществом (табл. II, *2*). Плазмалемма в это время имеет подчеркнуто асимметричную структуру: ее наружная часть гораздо толще и темнее внутренней.

В цитоплазме видны диктиосомы, отчленяющие пузырьки с палочковидными тельцами, и агрегаты ЭР типа лабиринтов (или типа кольчуги, как их называют иначе), цистерны которых заполнены умеренно электронно-плотным веществом. Наряду с чашевидными пластидами, в строме которых появляются гранулы темного вещества, все чаще видны пластиды овальной и сферической форм, содержащие большое число таких гранул. Глобулы серого аморфного вещества по-прежнему многочисленны в периферической цитоплазме и иногда видны очень близко от плазмалеммы; они почти всегда обернуты цистерной АЭР. В это время в тапетуме наблюдается активная секреторная деятельность: об этом свидетельствуют большое число полисом, цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) и диктиосом, отчленяющих пузырьки. Между плазмалеммой и фибриллярной первичной оболочкой тапетальных клеток появляются светло-серые глобулы аморфного вещества (см. табл. IV, *5*). Возможно, оно выделяется при прямом контакте цистерн ГЭР с плазмалеммой (табл. IV, *5*). По-видимому, секретируемое вещество приобретает иные свойства и серый цвет лишь за плазмалеммой, а внутри клетки оно электронно-прозрачно. У верхней границы фибриллярной оболочки наблюдаются скопления осмиофильного аморфного вещества в виде капель неправильной формы (табл. IV, *5*).

IV. Поздняя тетрадная стадия. Примэкзина значительно видоизменяется. Отдельные палочковидные тельца более не различимы, видимо, вследствие равномерного перераспределения компактных масс гранулярного вещества палочковидных телец в матриксе примэкзины. Тяжи серого аморфного вещества становятся более электронно-плотными. Теперь на срезах, перпендикулярных поверхности микроспоры, на внешней границе примэкзины хорошо заметен темный протектум, а под прямым углом к нему в толще примэкзинового матрикса проходят темноокрашенные простолбики — будущие столбики эктэкзины (табл. III, *2*). На тангенциальных срезах простолбики видны в виде неправильной формы звездчатых структур приблизительно одинакового размера (табл. III, *1*). Параллельно накоплению темного аморфного вещества происходит частичное разрушение каллозы на границе с примэкзиной и местами — отход плазмалеммы внутрь микроспоры с образованием просвета (табл. III, *2*). В области апертуры примэкзина отсутствует. В периферической цитоплазме и под плазмалеммой — множество пузырьков с фибриллярно-гранулярным содержимым; они отчленяются

диктиосомами (табл. III, *2*). Цистерны АЭР контактируют с плазмалеммой. Наблюдаются также серые глобулы липидов; многие из них прямо контактируют с плазмалеммой. Часто эти глобулы ассоциированы с одномембранными образованиями, заполненными фибриллярно-сетчатым содержимым, и обернуты цистернами ЭР (табл. III, *2*). По-прежнему видны пластиды с гранулами темного вещества; чашевидных пластид гораздо меньше. В цитоплазме микроспор содержится значительное число свободных рибосом.

V. Посттетрадный период: стадия молодых микроспор. Как только тетрада освобождается от каллозной оболочки и микроспоры оказываются свободно лежащими в полости пыльника, их оболочка значительно продвигается в своем развитии. Столбики и особенно тектум эктэкзины существенно утолщаются и приобретают темную окраску; в просветах между столбиками находится электронно-контрастное вещество (табл. IV, *1—3*). Эту часть оболочки подстилает так называемая белая линия центральной ламеллятности (БЛЦЛ — табл. IV, *3*), кнаружи от которой в основании столбиков развивается темный подстилающий слой эктэкзины, а ковнутри, ближе к плазмалемме микроспоры, начинают формироваться ламеллы эндэкзины (табл. IV, *3*). Когда формируется первая ламелла эндэкзины, в пространстве между БЛЦЛ и плазмалеммой, заполненном темным гранулярно-фибриллярным веществом, видна мембрана, на наружную сторону которой оседает это темное вещество; одновременно оно конденсируется на внутренней поверхности ламеллы, пограничной между экт- и эндэкзиной, — на БЛЦЛ (табл. IV, *3*). При дальнейшем развитии эндэкзины плазмалемма микроспоры немного отодвигается внутрь, увеличивая тем самым пространство, в котором происходит заложение эндэкзины, и в нем под первой ламеллой эндэкзины начинают закладываться следующие (табл. IV, *4*). При этом между каждой очередной сформированной ламеллой и плазмалеммой возникают пузырьки, ограниченные мембраной, идентичной плазмалемме (табл. IV, *3—4*). Часть этих пузырьков является, видимо, нецентральными срезами ворсинковидных и папилловидных эвагинаций плазмалеммы (табл. IV, *1*); кроме отдельных локальных выпячиваний, встречаются целые группы пограничных образований плазмалеммы в виде ломасом (табл. IV, *2*). При внимательном рассмотрении этих пузырьков обнаруживается, что их мембранный контур часто разомкнут и распрямлен в различной степени (табл. IV, *4*) или же часть ограничивающей мембраны пузырька выглядит смазанной. Подстилающий слой эктэкзины теперь хорошо выявлен, а столбики становятся еще толще. На ранее сформированные ламеллы неравномерно оседает с обеих сторон темное вещество, придавая им четковидную форму (табл. IV, *4*).

В периферической цитоплазме по-прежнему присутствуют агрегаты ЭР, латеральные цистерны которых протягиваются к плазмалемме и контактируют с ней. Цистерны ЭР вообще часто наблюдаются в контакте с плазмалеммой микроспор; нередко при этом они другим концом контактируют с органеллами клетки: с пластидами, несущими гранулы темного вещества, или с липидными глобулами — цитоплазматическими включениями. Диктиосомы весьма активны и отчленяют пузырьки. Рибосомы в основном собраны в полисомы.

В тапетальных клетках, содержащих в это время массу полисом, цистерн ГЭР, заполненных серым веществом, и активных диктиосом, за плазмалеммой округлые капли липидов окружаются светло-серым веществом, причем эти структуры формируются не только на стороне клетки, обращенной в полость пыльника (табл. IV, *6*), но и вдоль радиальных и внутренней тангенциальной сторон клетки.

В апертурном районе микроспор тоже появляются ламеллы эндэкзины, между ними — значительные прослойки электронно-прозрачного вещества, содержащие мелкие темные гранулы. В дальнейшем протопласт микроспоры отступает в этом месте внутрь, что создает здесь, видимо, некое разрежение, вследствие чего апертурный участок оболочки сжимается давлением полости пыльника с образованием складки (табл. IV, *6*). В апертурном районе над БЛЦЛ образуется подстилающий слой, который составляет единственный элемент эктэкзины в этом месте (табл. IV, *6*).

Обсуждение результатов

Как известно из литературных данных, основные черты структуры экзины закладываются в тетрадном периоде, когда 4 постмейотические микроспоры погружены в каллозный футляр и обособлены в полости пыльника от окружающих тканей и друг от друга. В это время между каллозной оболочкой и плазмалеммой возникает первичная экзина — примэкзина, несущая в себе основные структурные особенности будущей зрелой экзины.

У *M. fuscata* общая каллозная оболочка тетрады формируется еще до начала мейоза, а к концу симультанного мейоза каждая микроспора тетрады выделяет дополнительно индивидуальный слой каллозы, окружающий ее.

С самого начала тетрадного периода у *M. fuscata* при инициации примэкзинового матрикса наблюдаются отклонения от основного пути развития оболочки, характерного для большинства покрытосеменных. Наиболее общий ход процессов при построении колумеллярной примэкзины — отложение на плазмалемму микроспор под каллозной оболочкой более или менее однородного фибриллярного слоя различной толщины, в котором затем появляются перпендикулярно ориентированные поверхности микроспоры просветы, постепенно заполняющиеся электронно-плотным аморфным веществом — протоспорополленином (протоСП), как, например, у *Sorghum bicolor* (Christensen e. a., 1972), *Eleocharis palustris* (Dunbar, 1973a) или у *Austrobaileya maculata* (Zavada, 1984). Так же развивается примэкзиновый матрикс у *Manglietia tenuipes* (наши неопубликованные данные). Однако появление просветов в фибриллярном слое примэкзины показано не всеми исследователями; вместо этого отмечаются другие типы дифференциации фибриллярного слоя матрикса, определяющей положение будущих столбиков экзины: появление мембраноподобных ламелл в фибриллярном слое (Heslop-Harrison, 1963b; Dickinson, Heslop-Harrison, 1968; Dickinson, 1970), мембранных пузырьков или же формирование более электронно-плотных областей — простолбиков — в фибриллярном матриксе без предварительного появления каких-либо предшествующих структур (Heslop-Harrison, 1963a — у *Silene pendula*; Echlin, Godwin, 1969 — у *Helleborus foetidus*; Vasil, Aldrich, 1970 — у *Podocarpus macrophyllus;* Dunbar, 1973b — у представителей сем. *Campanulaceae;* Horner, 1977 — у *Helianthus annuus*; Southworth, 1983 — у *Gerbera jamesonii*). Не исключено, однако, что отсутствие дифференциации прорывов в фибриллярном матриксе — мест локализации будущих простолбиков, отмеченное рядом авторов, является объяснимым артефактом исследований, так как эта стадия, очевидно, очень краткосрочна и легко может быть упущена.

Существует и другой, гораздо менее распространенный тип примэкзинового матрикса, состоящего из дискретных единиц, имеющих у разных видов различную форму и неодинаково организованных между собой. Примэкзиновый матрикс, как известно, является частью гликокаликса микроспор и состоит из кислых и нейтральных полисахаридов и из белков (Rowley, 1973; Rowley, Dahl, 1977). Термин «гликокаликс» является общим для обозначения полисахаридного покрова на плазмалемме всех типов растительных и животных клеток, и его предпочтительно применять в тех случаях, когда примэкзиновый матрикс изучен цитохимически (Rowley, 1973). Дискретные единицы гликокаликса, связанные с поверхностью плазмалеммы, получили название тафтов (tufts — Rowley, Dahl, 1977); они могут быть палочковидными и расположенными в один слой на поверхности плазмалеммы, как у видов родов *Epilobium* и *Chamaenerion* (Rowley, 1973), сферическими или овальными и располагаться в несколько (3—4) слоев, как у *Artemisia vulgaris* (Rowley, Dahl, 1977).Первые и единственные элементы примэкзины видов рода *Tapeinochilos*, обладающих неотенической экзиной, имеют форму палочковидных телец (Stone e. a., 1981) и состоят из мелкогранулярного вещества. Как было показано нашими исследованиями, у *Michelia fuscata* примэкзиновый матрикс также строится из дискретных единиц (тафтов, по Rowley), которые образуют на поверхности плазмалеммы сначала монослой, а затем (в неапертурном районе) — 3—4 слоя. Эти единицы имеют сферическую (пузырьковидную) форму и содержат внутри палочковидные компактные тельца из мелкогранулярного вещества. Такие образования выносятся на поверхность тетраспоры пузырьками Гольджи. В области будущей борозды примэкзиновый

матрикс не откладывается: плазмалемму в этом месте подстилают цистерны АЭР, которые не пропускают к ней пузырьки Гольджи. Такой способ детерминации места будущей апертуры описан у многих видов и является, видимо, универсальным.

Поразительное сходство структуры примэкзинового матрикса *M. fuscata* наблюдается с таковым голосеменных *Ceratozamia mexicana* и особенно *Picea abies*, у которых он также построен из округлых пузырьковидных единиц с электронно-плотным содержимым и тоже выносится за плазмалемму пузырьками Гольджи (Мейер, 1977). Дискретные фибриллярные массы — гребни — наблюдаются в примэкзине *Cosmos bipinnatus* (Dickinson, 1976); своеобразные вытянутые извитые образования составляют червеобразной формы (vermiculate) слой примэкзины у *Silene alba* (Shoup e. a., 1980). Все эти формы примэкзинового матрикса, состоящего из весьма своеобразных единиц, объединяет одна общая и очень важная черта: материал будущей экзины (вначале — протоСП) откладывается на поверхности единиц матрикса (гликокаликса), заполняя просветы между ними, что, естественно, приводит к соотношению структуры примэкзины к структуре экзины как негатива к позитиву, т. е. примэкзина является как бы отливочной формой для экзины. Именно поэтому скопление округлых или удлиненно-овальных единиц примэкзины *Picea abies* и *Ceratozamia mexicana* (Мейер, 1977) и последующее затекание полимера между этими округлыми единицами формируют ячеистую (или как, видимо, правильнее ее называть, альвеолярную — Van Campo, 1971; Литвинцева — в кн. «Споры и пыльца», 1983) экзину. Однако у *Michelia fuscata* образование матрикса из пузырьковидных единиц приводит не к альвеолярной, а к столбиковой экзине, так как у этого вида наблюдается модификация в отложении протоСП: он откладывается в виде тяжей между целыми группами единиц матрикса (образуются простолбики) и лишь снаружи обволакивает сплошным слоем все свободные полусферические поверхности этих округлых единиц примэкзины (образуется пpотектум). Таким образом, мы являемся свидетелями эволюционной пластичности, заключающейся в использовании одного и того же исходного типа структуры примэкзинового матрикса для формирования разных типов экзин.

Если теперь вспомнить основной тип строения примэкзины покрытосеменных — сплошной фибриллярный слой с образующимися в ходе его дифференциации просветами (прорывами), то становится ясно, что и здесь сохраняется принцип негативно-позитивного соотношения структуры примэкзины и экзины, так как именно в этих просветах откладывается вещество будущей экзины. Следует подчеркнуть, однако, что это соотношение верно лишь для начальной стадии формирования экзины и является удобным для понимания грани, самого́ переходного периода от примэкзины к экзине, совпадающего для большинства видов с концом тетрадного периода, а в дальнейшем, после растворения каллозной оболочки тетрады, экзина значительно развивается, элементы ее разрастаются и утолщаются; при этом часть гликокаликса примэкзины оказывается заключенной в СП.

Как видно из результатов исследования, аппарат Гольджи постоянно присутствует в цитоплазме и является активным на протяжении всего тетрадного периода. Очевидно, аппарат Гольджи — один из главнейших компонентов микроспор, поскольку именно он участвует в синтезе и транспорте единиц примэкзины, а основной функциональной направленностью микроспоры как клетки как раз является построение первичной экзины. Отметим, что функция аппарата Гольджи, конечно, не ограничивается лишь продуцированием пузырьковидных единиц гликокаликса; его функциональная нагрузка, несомненно, гораздо шире; это ясно уже из того факта, что диктиосомы и отчленяемые ими пузырьки очень многочисленны в середине и конце тетрадного периода, когда матрикс примэкзины в основном уже построен (см. табл. II, *3*; III, *2*). Вероятно, пузырьки Гольджи выносят в примэкзину какие-то дополнительные вещества на поздней тетрадной стадии, когда границы между единицами матрикса исчезают и происходит перераспределение содержащихся в них веществ. Не исключено, что диктиосомы синтезируют в это время гидролитические ферменты (каллаазу), так как вскоре каллозная оболочка тетрады растворяется.

Из приведенных микрографий ясно, что аппарат Гольджи — не единственная

активная органелла в этот период. В периферической цитоплазме и в контакте с плазмалеммой постоянно видны короткие цистерны АЭР. Одни исследователи показали, что ЭР и его контакты с плазмалеммой детерминируют рисунок примэкзины (Heslop-Harrison, 1963a; Skvarla, Larson, 1966; Shoup e. a., 1980; Zavada, 1984), тогда как другие отмечали ассоциацию рибосом или их агрегатов с развивающимися элементами примэкзины (Heslop-Harrison, 1963b; Dickinson, 1970, 1976; Dunbar, 1973b). Однако, оценивая полученные результаты по *M. fuscata*, мы вслед за A. Dunbar (1973a) можем сказать, что хотя много органелл наблюдается под плазмалеммой и в связи с ней, ни одна из них не коррелирует явно с узором (pattern) экзины. Тем не менее в кортикальной цитоплазме *M. fuscata* в период развития экзины постоянно наблюдается и определенно участвует в построении оболочки своеобразная инфраструктура (она может быть видна в световом микроскопе) — сложно устроенный агрегат гладкого ЭР. Эти образования описаны у растений главным образом в развивающихся ситовидных элементах флоэмы. Для их обозначения применяются несколько терминов и высказывается ряд точек зрения на их функцию: квазикристаллические решетки (Wooding, 1967) и лабиринты (Behnke, 1968) рассматриваются как запас мембран в клетке; изогнуто-спиральные агрегаты ЭР (convoluted ER) встречаются при дезорганизационных процессах в клетке (Esau, Hoefert, 1980); их присутствие считают признаком специфической цитоплазматической дифференциации, связанной с ведущей функцией клетки (Esau, Charvat, 1975), и отмечают при этом наличие в цистернах этих агрегатов ЭР кислых фосфатаз и АТФ-аз; источником автолитических ферментов считает их и R. Evert (1984). Очень образно назвал этот сложный комплекс определенным образом изогнутых цистерн, часто имеющих на срезах синусоидальные профили, J. Eymé (1967): агрегатами типа кольчуги; он обнаружил их в клетках нектарников видов родов *Diplotaxis* и *Ficaria*. Поскольку эти клетки синтезируют в большом количестве липопротеины, автор предполагает, что «кольчуги» аккумулируют эти вещества и поэтому называет их также липопротеиновыми образованиями; они отмечены также в развивающихся элементах флоэмы (Телепова, 1985).

Нам удалось найти два упоминания о присутствии кольчуг в развивающихся микроспорах: искривленной формы ЭР (contorted ER) у видов рода *Beta* прямо связан с ядерной оболочкой и, по мнению автора (Hoefert, 1969), участвует в переносе веществ от ядра к плазмалемме; кольчуги наблюдаются в микроспоре, пока она обладает высокой метаболитической активностью. Такие же образования отмечены в пиковый период роста интины у *Tradescantia bracteata* (Mepham, Lane, 1970); авторы считают, что агрегаты ЭР участвуют в быстром переносе веществ для построения интины к плазмалемме.

Наблюдаемые нами у *Michelia fuscata* агрегаты ЭР типа кольчуги постоянно присутствуют в цитоплазме на протяжении почти всего периода развития микроспор: с начала тетрадного периода до завершения построения интины I в середине свободноспорового периода. За это время они претерпевают ряд изменений, однако во время развития примэкзины наблюдается неизменный контакт кольчуг с плазмалеммой посредством цистерн ЭР, несущих рибосомы и являющихся прямыми ответвлениями цистерн кольчуг. Заполненность внутрицистернального пространства кольчуг аморфным серым веществом и постоянная ассоциация с активно развивающейся примэкзиной заставляют нас предполагать синтетическую функцию этих образований; во всяком случае их связь с ведущей функцией клетки (построением сложной оболочки пыльцевого зерна) несомненна. Какие именно вещества синтезируются в кольчугах, не может быть определенно решено без цитохимических данных, но учитывая, что: 1) АЭР участвует в синтезе и транспорте терпенов, стероидов, липидов (Васильев, 1977); 2) между единицами примэкзинового матрикса *M. fuscata* вначале откладывается серое аморфное вещество, очевидно — липидное (см. табл. II, *1*, *2*), а затем на этом субстрате полимеризуется протоСП (см. табл. III), являющийся терпеноидным веществом, можно предполагать, что именно эти вещества (липиды, терпеноиды) секретируются и переносятся к плазмалемме кольчугами.

Вопрос о субстратах, на которых может полимеризоваться СП, является очень важным. Дело в том, что отложение СП происходит всегда на специфическую поверхность, поэтому форма и организация этой поверхности в конечном

счете и определяют узор, рисунок зрелого пыльцевого зерна. Результаты исследований в этой области подытожены в фундаментальной работе H. Dickinson (1976), который выделяет три типа полимеризационно-способствующих поверхностей.

Для *M. fuscata* характерен третий тип образования полимеризационно-способствующих поверхностей — формирование липидного субстрата в примэкзине. Источниками липидов, как мы упоминали выше, могут быть агрегаты ЭР типа кольчуг; кроме того, в периферической цитоплазме *M. fuscata* постоянно присутствуют серые глобулы аморфного вещества — очевидно, липидов (возможно, глико- или фосфолипидов). Как видно из результатов исследования, глобулы не только обернуты цистернами гладкого ЭР, но часто контактируют с плазмалеммой посредством этой ретикулярной обертки. При этом наблюдается явная асимметрия плазмалеммы, которая может свидетельствовать об эккриновом типе секреции липидов (Dickinson, 1970; Buchen, Sievers, 1978). Ассоциация серых липидных глобул с одномембранными телами, содержащими фибриллярно-гранулярное вещество (см. табл. III, *2*), — возможно, глиоксисомами, предполагает наличие процесса мобилизации жиров (что как раз характерно для клеток, секретирующих терпены — Васильев, 1972). Существует и несколько иная точка зрения на серые глобулы в периферической цитоплазме микроспор: ряд авторов рассматривают серые сфероидальные тела кортикальной цитоплазмы как скопления каротиноидов (Echlin, Godwin, 1969) и подчеркивают, что протопласт микроспоры может самостоятельно синтезировать вещества класса СП без вмешательства тапетума (Heslop-Harrison, 1968). Однако маловероятно, чтобы эти вещества находились в цитоплазме просто в виде капель, не ограниченных мембраной, так как вещества этого класса ядовиты для всего живого; возможно, впрочем, что это — неядовитые предшественники, но место их синтеза в микроспоре до сих пор остается загадкой для палинологов.

После растворения каллозы и освобождения микроспор из тетрад рост эктэкзины происходит быстрыми темпами (например, объем микроспор видов рода *Lilium* увеличивается в 2—8 раз в течение 24 ч — Heslop-Harrison, 1963b), так как доступ для СП тапетального происхождения теперь открыт. Столбики и особенно тектум значительно утолщаются, а формирование БЛЦЛ знаменует появление границы между экт- и эндэкзиной *M. fuscata*. БЛЦЛ — структура, играющая важную роль в онтогенезе оболочки спор и микроспор, поскольку она, видимо, является непрерывной, идущей вокруг всей сферической поверхности микроспоры линией раздела, которая разграничивает дальнейшее поступление предшественников СП в развивающуюся экзину: снаружи от нее может поступать СП тапетального происхождения, а ковнутри — спорового. Основная работа о значении БЛЦЛ для правильной оценки стратификации спородермы принадлежит M. Nabli (1975). Термин «ламелла» используется в палинологии для определения структуры, очень сходной с элементарной мембраной как строением (две темные линии, разделенные светлым промежутком), так и толщиной этих линий, и имеет в литературе много синонимов (см.: Сурова, 1981), одним из которых является термин «белая линия», поскольку именно эта часть ламеллы часто сохраняется в зрелой пыльце и спорах, а ограничивающие ее темные линии маскируются откладывающимся на них СП. БЛЦЛ *M. fuscata* является первой ламеллой (примордиальной, по Nabli), возникающей под эктэкзиной; на наружной ее поверхности откладывается подстилающий слой эктэкзины, а под внутренней возникают ламеллы эндэкзины. Примордиальные ламеллы являются очень важными, так как они позволяют отделить эктэкзину от эндэкзины на морфогенетической основе, а не на основе разницы в окраске (контрастности), что всегда субъективно и зависит от методики.

Если у данного вида БЛЦЛ не образуется (а возможно — не обнаруживается исследователем), разделение экт- и эндэкзины может быть затруднено.

В том случае, когда эндэкзина имеет ламеллятную природу (например, у *Sorghum bicolor* — Christensen, Horner, 1974; *Silene alba* — Shoup e. a., 1981), возникает вопрос об источнике этих ламелл, механизме их образования. Были высказаны несколько точек зрения: ламеллы возникают в цитоплазме микроспоры (Echlin, Godwin, 1969), но тогда неясно, как они проходят за плазмалемму;

ламеллы генерируются около наружной поверхности плазмалеммы и затем отделяются от нее (Dickinson, 1976; Сурова, 1981), причем возникновение ламелл на плазмалемме топологически связано с подстилающими ее в этих местах цистернами ЭР. Наши данные, полученные по *Michelia fuscata*, мы интерпретируем как прямое возникновение ламелл эндэкзины из плазмалеммы. Как видно из табл. IV, плазмалемма в это время складчатая, образует группы ломасом, а также единичные эвагинации в виде микроворсинок, или папилл; пузырьки, ограниченные такой же мембраной с ненарушенным и разомкнутым подковообразным контуром, видны рядом за плазмалеммой. Мы считаем, что выросты плазмалеммы отшнуровываются, а затем мембрана отделившихся пузырьков размыкается, разворачивается, образуя мембранную пластинку, после чего несколько таких фрагментов выстраивается с образованием листочковидной ламеллы. Очень сходные картины разомкнутых мембранных пузырьков различной формы наблюдались у *Anthurium* (Rowley, Dunbar, 1967), хотя авторы предполагают, что эти пузырьки возникают сначала в цитоплазме. Возникновение ламелл из плазмалеммы отмечают у *Lilium* (Dickinson, Heslop-Harrison, 1968; Willemse, Reznikova, 1980); пузырьки с мембраной, идентичной плазмалемме, наблюдались во время отложения ламелл некзины у *Eleocharis mammilata* (Dunbar, 1979). Интересно, что была предложена аналогичная гипотетическая схема образования мембранных профилей, находящихся над плазмалеммой инцистирующейся и прорастающей гаплоидной зооспоры *Allomyces arbuscula*, по которой эти надплазмалеммные мембраны составляются из мембранных остатков пузырьков ломасом, возникающих в результате причленения к плазмалемме мультивезикулярного тела (Kirby e. a., 1974).

На только что образовавшиеся ламеллы оседают предшественники СП — очевидно, спорового происхождения — в виде электронно-плотного фибриллярно-гранулярного вещества, причем вначале на их наружную поверхность; вследствие неравномерного отложения СП образуются четковидные контуры ламелл. Число возникающих ламелл эндэкзины у *Michelia fuscata* невелико (3—4), и в процессе дальнейшего развития они маскируются откладывающимися слоями интины.

Образование складки в области дистальной борозды, описанной в результатах исследования, является необычным для голо- и покрытосеменных. Подобные складки (рубцы), но только проксимальные, характерны для папоротников или, например, для *Psilotum nudum* (Lugardon, 1979). Эта структура, по всей видимости, не является артефактом фиксации; у зрелых пыльцевых зерен видов сем. *Magnoliaceae* инвагинации борозды не отмечены (Praglowski, 1974).

Ряд важных и неразрешенных проблем возникает в связи с тапетумом, однако в данной статье мы не будем обсуждать их, а ограничимся лишь несколькими замечаниями. Важно отметить временну́ю корреляцию, имеющую место у *Michelia fuscata* между процессами отложения липидного вещества в тапетуме (в виде проорбикул) и в микроспоре (на примэкзиновый матрикс), а также отложения СП спорового (на ламеллы эндэкзины) и тапетального (на молодую эктэкзину) происхождения. Такой параллелизм, только более ярко выраженный, был отмечен у сорго (Christensen e. a., 1972), у *Lilium* (Резникова, 1984) и другими авторами; наряду с этим многозначительны факты формирования орбикул не только вдоль внутренней тангенциальной стенки тапетальных клеток, но и вдоль остальных стенок этих клеток (Dickinson, Bell, 1972; наши данные в этой статье).

Пластиды в период заложения экзины значительно модифицируются и явно накапливают запасные питательные вещества. Возможно, это происходит в процессе перераспределения запасных питательных веществ в клетке: гидролиза липидных капель до моносахаров, диффузии их в цитоплазму и ферментативной полимеризации в пластидах. Смысл этого процесса можно усмотреть в том, что утилизация углеводов в клетке происходит быстрее и легче, чем жиров, а углеводы в посттетрадном периоде необходимы в большом количестве для построения мощной интины.

До сих пор остается неясным ряд очень важных вопросов, связанных с каллозной оболочкой микроспор.

О значении каллозы в литературе имеются полярные мнения: от понимания ее роли как определяющей структуру примэкзины (Waterkeyn, Bienfait, 1970) до полного отрицания ее роли у видов рода *Avena*, у которых каллоза исчезает сразу после мейоза и примэкзина развивается в ее отсутствие (Steer, 1977). Мы считаем, однако, что воплощение заложенной в гаплоидной микроспоре информации о построении оболочки требует изолированности от каких-то влияний тканей пыльника, которую и предоставляет ей каллозный футляр. К тому же значение каллозы не однозначно, и, кроме барьерной функции для крупномолекулярных соединений, она, возможно, является источником части предшественников для построения примэкзины (Dunbar, 1973b).

Выводы

1. Изучение развития спородермы *Michelia fuscata* показало, что существуют значительные отклонения в развитии оболочки пыльцы у этого примитивного покрытосеменного от общего плана развития оболочки пыльцевых зерен покрытосеменных. Хотя зрелая эктэкзина данного вида является тектатноколумеллярной, с отдельными гранулярными элементами, примэкзиновый матрикс, закладывающийся в начале тетрадного периода, имеет большое сходство не с фибриллярным матриксом большинства покрытосеменных, а с везикулярным матриксом голосеменных *Ceratozamia mexicana* и *Picea abies*, обладающих ячеистой (альвеолярной) эктэкзиной, что поддерживает примитивный статус рода *Michelia* и говорит, по-видимому, о существовании общих предков у современных голо- и покрытосеменных.

2. Развитие спородермы вида *M. fuscata* показывает нам, по всей вероятности, один из тех путей, которыми в эволюции осуществлялся переход к столбчатому типу строения эктэкзины, в данном случае — от ячеистого (альвеолярного) типа.

3. Столбчатая эктэкзина *M. fuscata* имеет массивный тектум и умеренной толщины гомогенный подстилающий слой, который формируется уже в посттетрадном (свободноспоровом) периоде. Эндэкзина, развивающаяся на ламеллах в начале посттетрадного периода, довольно тонкая и в процессе развития часто маскируется развивающимися слоями интины. В зрелых пыльцевых зернах ламеллы эндэкзины видны далеко не всегда, что может служить основой для ошибочных выводов о стратификации оболочки пыльцевого зерна *M. fuscata*. Судя по полученным нами ультраструктурным данным, ламеллы эндэкзины являются прямыми производными плазмалеммы.

4. В построении примэкзины участвуют несколько органелл микроспор, а также цитоплазматические включения:

а) аппарат Гольджи, по всей вероятности, синтезирует и транспортирует мукополисахариды гликокаликса — примэкзинового матрикса;

б) эндоплазматический ретикулум также активен в течение развития примэкзины, причем в тетрадный период преобладает агранулярный ретикулум; постоянно наблюдаются контакты его цистерн с плазмалеммой;

в) кроме того, обнаружены агрегаты гладкого эндоплазматического ретикулума типа кольчуг, малоизвестные ранее для микроспор; можно предположить их участие в синтезе и транспорте веществ липидного характера во время построения примэкзины, возможно — терпеноидных веществ, предшественников спорополленина. Несомненна также активная утилизация жиров цитоплазмы в процессе развития спородермы.

5. Тапетум принимает активное участие в построении эктэкзины *M. fuscata*, являясь источником предшественников спорополленина для ее столбиков, тектума и подстилающего слоя. Интересно отметить также параллелизм, наблюдающийся между процессами, идущими в микроспорах и в тапетальных клетках.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Вакуоли. Лизосомный аппарат. — В кн.: Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск: Изд-во АН СССР, Карел. фил., 1972, с. 178—189. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Данилова М. Ф.* Принцип единства структуры и функции в цитологической харак-

теристике тканей. — Тез. докл. IV Всес. симп. «Электронная микроскопия в бот. иссл.», 1978, с. 6—12). — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1977. 48 с. — *Резникова С. А.* Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. 266 с. — *Споры* и пыльца / Под ред. Л. А. Куприяновой. Л.: Наука, 1983. 208 с. — *Сурова Т. Д.* Развитие спор папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schizaeaceae*). Мембранные контакты в процессе формирования экзины. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 371—379. — *Сурова Т. Д.* Морфология и развитие спор представителей семейства *Schizaeaceae* Kaulf.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1985. 17 с. — *Теленова М. Н.* Ультраструктура клеток флоэмы в корне *Hordeum vulgare* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1985. 15 с. — *Behnke H.-D.* Zum Aufbau gitterartiger Membranstrukturen im Siebelementplasma von *Dioscorea.* — Protoplasma, 1968, Bd 66, N 3, S. 287—310. — *Buchen B., Sievers A.* Megasporogenese von *Selaginella.* II. Ultrastrukturelle und cytochemische Untersuchungen zur Sekretion von Lipiden. — Protoplasma, 1978, vol. 96, N 3—4, p. 319—328. — *Christensen J. E., Horner H. T.* Pollen pore development and its spatial orientation during microsporogenesis in the grass *Sorghum bicolor.* — Amer. J. Bot., 1974, vol. 61, N 6, p. 604—623. — *Christensen J. E., Horner H. T., Lersten N. R.* Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (*Gramineae*). — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 1, p. 43—58. — *Dickinson H. G.* Ultrastructural aspects of primexine formation in the microspore tetrad of *Lilium longiflorum.* — Cytobiologia, 1970, Bd 1, Hf 4, S. 437—449. — *Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen. — Pollen et Spores, 1976, vol. 18, N 3, p. 321—334. — *Dickinson H. G., Bell P. R.* The role of the tapetum in the formation of sporopollenin-containing structures during microsporogenes in *Pinus banc-siana.* — Planta, 1972, vol. 107, N 3, p. 205—215. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* A common mode of deposition of the sporopollenin of sexine and nexine. — Nature (London), 1968, vol. 220, N 5170, p. 926—927. — *Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). I. Ultrastructure and ontogeny. — Bot. Not., 1973a, vol. 126, N 2, p. 197—254. — *Dunbar A.* Pollen ontogeny in some species of *Campanulaceae.* A study by electron microscopy. — Bot. Not., 1973b, vol. 126, N 3, p. 277—315. — *Dunbar A.* The effect of centrifugal force on the ontogeny of *Eleocharis mammilata* pollen. — Bot. Not., 1979, vol. 132, N 3, p. 419—433. — *Echlin P., Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus.* III. The formation of the pollen grain wall. — J. Cell Sci., 1969, vol. 5, N 2, p. 459—477. — *Esau K., Charvat I. D.* An ultrastructural study of acid phosphatase localization in cells of *Phaseolus vulgaris* phloem by the use of the azo dye method. — Tissue and Cell, 1975, vol. 7, N 4, p. 619—630. — *Esau K., Hoefert L. L.* Endoplasmic reticulum and its relation to microtubulus in sieve elements of sugarbeet and spinach. — J. Ultrastr. Res., 1980, vol. 71, N 3, p. 249—257. — *Evert R. F.* Comparative structure of phloem. — In: Contemporary problems on plant anatomy. 1984, p. 145—234. — *Eymé J.* Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux. — Botanist, 1967, t. 50, N 1—6, p. 169—184. — *Heslop-Harrison J.* An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula.* — Grana Palynol., 1963a, vol. 4, N 1, p. 7—24. — *Heslop-Harrison J.* The pollen wall: structure and development. — Soc. Exp. Biol., Symposium, 1963b. Cambridge. — *Heslop-Harrison J.* Wall development within one microspore tetrad of *Lilium longiflorum.* — Canad. J. Bot., 1968, vol. 46, N 10, p. 1185—1192. — *Hoefert L. L.* Ultrastructure of *Beta* pollen. I. Cytoplasmic constituents. — Amer. J. Bot., 1969, vol. 56, N 4, p. 363—368. — *Horner H.* A comparative light- and electron-microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*). — Amer. J. Bot., 1977, vol. 64, N 6, p. 745—759. — *Kirby E. G., Kroh M., Sassen M. M.A.* Cell wall formation in zoospores of *Allomyces arbuscula.* I. Fine structural observations on encysting haploid zoospores. — Arch. Microbiol., 1974, vol. 98, p. 147—158. — *Lugardon B.* Sur la formation du sporoderme chez *Psilotum triquetrum* Sw. (*Psilotaceae*). — Grana, 1979, t. 18, N 3, p. 145—165. — *Mepham R. H., Lane G. R.* Observation on the fine structure of developing microspores of *Tradescantia bracteata.* — Protoplasma, 1970, vol. 70, N 1, p. 1—20. — *Nabli M. A.* Mise en évidense de deux lamelles primordiales, ectexinique et endexinique, dans l'exine de quelques *Labiatae.* — C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 1975, t. 281, N 4, p. 251—253. — *Praglowski J.* World pollen and spore flora. 3. *Magnoliaceae* Juss. Stockholm: S. Nillssen, 1974. 45 p. — *Rowley J.* Formation of pollen exine bacules and microchannels on a glycocalyx. — Grana, 1973, vol. 13, № 3, p. 129—138. — *Rowley J. R., Dahl A. O.* Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material. — Pollen et Spores, 1977, vol. 19, N 2, p. 169—297. — *Rowley J. R., Dunbar A.* Sources of membranes for exine formation. — Svensk. Bot. Tidskr., 1967, Bd 61, Hf 1, S. 49—64. — *Shoup J. R., Overton J., Ruddat M.* Ultrastructure and development of the sexine in the pollen wall of *Silene alba* (*Caryophyllaceae*). — Bot. Gaz., 1980, vol. 141, N 4, p. 379—388. — *Shoup J. R., Overton J., Ruddat M.* Ultrastructure and development of the nexine and intine in pollen wall of *Silene alba.* — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 8, p. 1090—1095. — *Skvarla J. J., Larson D. A.* Fine structural studies of *Zea mays* pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 10, p. 1112—1125. — *Southworth D.* Exine development in *Gerbera jamesonii* (*Asteraceae* : *Mutisieae*). — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 7, p. 1038—1047. — *Steer M. W.* Differentiation of the tapetum in *Avena.* II. The endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. — J. Cell Sci., 1977, vol. 28, p. 71—86. — *Stone D. E., Sellers S. C., Kress W. J.* Ontogenetic and evolutionary implications of a neotenous exine in *Tapeinochilos* (*Zingiberales, Costaceae*) pollen. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 1, p. 49—63. — *Van Campo M.* Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. — C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 1971, t. 272, N 16, p. 2071—2074. — *Vasil I. K., Aldrich H. C.* A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. — Protoplasma, 1970, vol. 71, N 2, p. 1—37. — *Waterkeyn L.,*

Bienfait A. On a possible function of the callosic special wall in *Ipomoea purpurea* Roth. — Grana, 1970, vol. 10, N 1, p. 13—20. — *Willemse M. T. M., Reznikova S. A.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. I. Development of the pollen wall. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 2—3, p. 127—140. — *Wooding F. B.* Endoplasmic reticulum aggregates of ordered structure. — Planta, 1967, vol. 76, N 2, p. 205—208. — *Zavada M.* Pollen wall development of *Austrobaileya maculata.* — Bot. Gaz., 1984, vol. 145, N 1, p. 11—21.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 II 1985.

SUMMARY

The formation of primexine matrix in *Michelia fuscata* deviates from the general trend of angiosperm template exine development. Instead of the uniform fibrous layer the discrete vesicular units — tufts — appear on the outer side of plasma membrane. These vesicular units are synthesized by Golgi apparatus and are excreted through the plasmalemma by exocytosis, forming 3-4 layers between the plasma membrane and callosic wall. A lipid substance accumulates between the groups of vesicular units of primexine matrix and on the outer surface of the matrix. The accumulation of protosporopollenin (proto- SP) on these polymerization-promoting surfaces results in the initiation of the probacules and protectum. After spores have been released from tetrades, the bacules and tectum become massive because of penetration of sporopollenin (SP) of tapetal origin. The white line of centered lamellation (WLCL) is the separating line between ectexine and endexine: from the outside the foot layer initiates, and from the inside — endexine, consisting of 3—4 thin lamellae. The results of the investigation show that endexine lamellae are formed in the course of budding off the vesicules from plasma membrane, by breaking its limiting membranes, spreading them out and by eventual aggregation of these fragments into lamellae. In spite of tectate-columellate structure of mature ectexine of M. fuscata, the primexine matrix of this species has much in common with the vesicular matrix of gymnosperms *Ceratozamia mexicana* and *Picea abies*, which proves the primitive status of the genus Michelia. The development of sporoderm in *M. fuscata* shows one of the most probable evolutionary trends in the transition to bacula pattern of exine, in this case — from the alveolate type of exine.

The most active organelles in tetrade at the beginning of posttetrade periods are Golgi apparates and ER, generally — AER. Golgi apparatus most likely is involved in the synthesis and transport of mucopolysaccharides of glycocalys — primexine matrix of tetraspores; constant contacts between plasmalemma and cisternae of ER are observed; aggregates of ER en cotte de mailles (contorted ER, convoluted ER) little-known earlier for microspores, have been discovered in connection with plasma membrane; their participation in synthesis and transport of lipoid substances during the formation of primexine (possibly the precursors of SP) is supposed. Accumulation of starch in plastids is very intense. The utilization of cytoplasmic lipids in the process of sporoderm development is undoubtful. Tapetum takes an active part in building *M. fuscata* ectexine, being the source of precursors of SP for its columellae, tectum and foot layer; SP for lamelles of endexine is generated by microspore itself. The considerable parallelism is observed between the processes of orbicule formation in tapetum and of exine production in microspores.

УДК 581.465 : 582.5/.9 : 576.12

В. С. Чупов

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ТЫЧИНКИ И ЧАСТЕЙ ОКОЛОЦВЕТНИКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

V. S. CHUPOV. SOME FEATURES OF THE EVOLUTION OF STAMEN AND PERIANTH PARTS IN ANGIOSPERMS

Анализ морфологического строения органов цветка показал, что на современных растениях можно проследить эволюцию в положении пыльников от абаксиального к маргинальному и адаксиальному. Число жилок в листочках околоцветника у однодольных эволюционировало от большого числа к одной. У двудольных это направление эволюции не выражено.

В предыдущей статье (Чупов, 1984) были приведены данные по строению тычинок и жилкованию листочков околоцветника однодольных, указывающие на то, что расположение пыльников в ходе эволюции в этом классе покрытосеменных изменялось от абаксиального к маргинальному и адаксиальному. Интересно рассмотреть этот процесс на более широком материале, дополнив его данными по двудольным. Сначала остановимся на определениях.

H. Schaeppi (1939), исследовавший тычинки однодольных, дает следующую их классификацию: 1. Импельтатные (нещитовидные) тычинки — нить прикрепляется в основании связника: а) стреловидные — нижние концы пыльцевых мешков свободные, б) нестреловидные — свободные концы у пыльцевых мешков отсутствуют, в) недифференцированные — пыльцевые мешки не выходят за контуры широкой тычиночной нити. 2. Пельтатные (щитовидные) тычинки: а) эпипельтатные — нить прикрепляется с абаксиальной стороны связника, б) гипопельтатные — нить прикрепляется с адаксиальной стороны связника.

По положению пыльцевых мешков этот автор выделяет тычинки эквифациальные — с расположением гнезд пыльников на абаксиальной и адаксиальной сторонах (это соответствует латрорзным тычинкам других авторов) — и тычинки с односторонним расположением пыльцевых мешков, которые в свою очередь подразделяются на экстрорзные и интрорзные.

Недостатком данной классификации является то, что она смешивает два совершенно разных признака — положение пыльников на спорофилле и направление, в котором они раскрываются. Эти признаки многие авторы не различают до сих пор, хотя на их неоднозначность указывалось в литературе (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964).

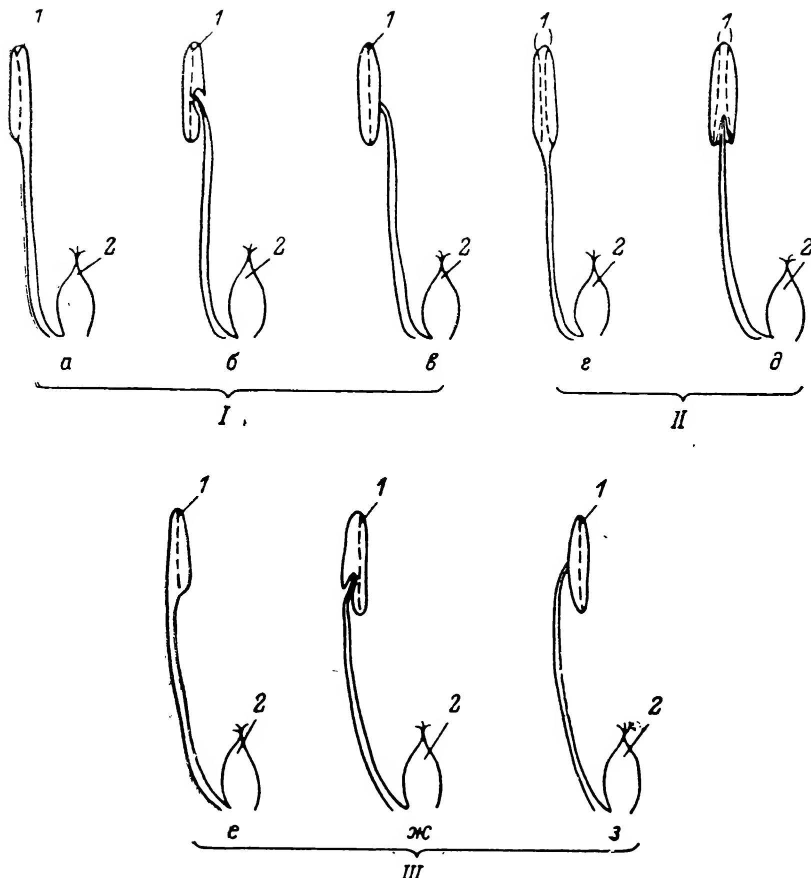
В работе Schaeppi, кроме перечисленных, упоминается еще Tulipa-тип тычинки, хотя в систему классификации он и не входит. Тычинки этого типа эквифациальные и характеризуются свободным трубчатым обрастанием конца тычиночной нити тканями пыльника и связника, образующими подобное наперстку трубчатое влагалище. В дополнение к этой классификации следует отметить асфоделоидный тип тычинок, наиболее распространенный в сем. *Asphodelaceae*, но изредка встречающийся и в других отделах системы. Гетерофациальные тычинки этого типа имеют на связнике влагалище или только небольшое углубление вокруг конца тычиночной нити.

Классификация тычинок Schaeppi является чисто типологической. Тем не менее она может служить отправной точкой при попытках дать интерпретацию эволюционных преобразований этого органа.

Поскольку при исследовании тычинок примитивных двудольных используется иная классификация и соответственно иная терминология, необходимо свести обе классификации в одну. Тычинки примитивных покрытосеменных могут быть разделены на три класса: с абаксиальным, адаксиальным и маргинальным расположением пыльников. При постепенной редукции нити и связника образуются тычинки рассмотренных выше типов. Возникает важный вопрос о возможности гомологизации типов положения пыльников у примитивных и более эволюционно продвинутых таксонов. Для этого необходимо учитывать способ развития тычинок. Обычно они возникают в виде утолщенных коротких структур, а тычиночная нить развивается позже путем интеркалярного роста (Эзау, 1980). Сложнее происходит развитие щитовидных тычинок. Вот как описывает онтогенез гипопельтатной тычинки *Lilium henrii* Bak. М. М. Лодкина (1952: 8—9): «Сначала формируется только верхняя часть пыльника. Затем образуется тычиночная нить, которая выносит его немного вверх. При этом он занимает терминальное положение на тычиночной нити. Лишь позднее пыльник начинает разрастаться вниз от места прикрепления тычиночной нити, продолжая в то же время удлиняться вверх. При таком способе роста не оказывается, однако, двух растущих „верхушек". . . Четыре участка верхушечной меристемы, соответствующие четырем будущим пыльцевым гнездам, растут всей своей массой, удлиняясь вверх и вниз». Аналогичным образом формируются эпипельтатные тычинки *Hemerocallis fulva* (L.) L. и *Eryngium planum* L. (Baum, Leinfellner, 1953). Из рисунков, приводимых в этой работе, видно, что зачаток пыльника располагается на очень короткой нити либо несколько косо, либо нить изгибается таким образом, что пыльник может свободно разрастаться вниз, не соприкасаясь с нитью. Таким образом, первый этап развития щитовидной тычинки аналогичен развитию тычинки нещитовидной и пыльники гипо- и эпипельтатных тычинок развиваются соответственно на абаксиальной и адаксиальной сторонах. Эти тычинки мы гомологизируем с плоскими недифференцированными тычинками примитивных таксонов, имеющих абаксиальное или адаксиальное расположение пыльников. Эквифациальные тычинки, в частности Tulipa-типа, гомологизируем с тычинками более примитивных таксонов, имеющих маргинальное расположение пыльников. Труднее гомологизировать импельтатные тычинки. В этом случае приходится ориентироваться на степень развития стерильных и фертильных тканей с разных сторон тычинки. Казалось бы, что в связи с довольно частыми поворотами пыльцевых мешков, происходящими в течение онтогенеза, легко допустить ошибку в определении типа тычинки. Однако однонаправленность реконструируемого вектора эволюции, очень редкие исключения (см. табл. 2), которые иногда легко объяснить вторичными приспособительными реакциями, указывают на то, что наша интерпретация преемственности в типе расположения пыльников, видимо, справедлива.

В предыдущей работе (Чупов, 1984) гипопельтатные тычинки и тычинки с абаксиальным расположением пыльников мы обозначили одним символом «Г», эпипельтатные и адаксиальные — символом «Э». Разницу между пельтатными и импельтатными тычинками легко установить, сопоставив место прикрепления пыльника и степень развития связника. В настоящей работе мы применили несколько иные обозначения, облегчающие восприятие связи типов тычинок у эволюционно продвинутых и у более примитивных таксонов: абаксиальные тычинки — АБ, адаксиальные — АД, маргинальные — М, Tulipa-типа (маргинальные Tulipa-типа) — МТ, эпипельтатные (адаксиальные эпипельтатные) — АДЭ, типоасфоделоидные (абаксиальные асфоделоидные) — АБА, эпиасфоделоидные (адаксиальные асфоделоидные) — АДА. Схематические изображения этих типов тычинок даны на рисунке.

Представления о начальных этапах эволюции тычинок разработаны довольно подробно (Parkin, 1951; Имс, 1964; Тахтаджян, 1964). Первичной признается листовидная, недифференцированная, трех- или (очень редко) пяти-, семинервная тычинка с погруженными микроспорангиями. Чрезвычайно важным является вопрос о первоначальном положении пыльников по отношению к оси цветка. Он специально рассматривался для некоторых примитивных семейств. Так, M. F. Mosley (1958) пришел к выводу, что в пределах сем. *Nymphaeaceae* в процессе филогенеза происходил поворот микроспорангиев от ламинального



Схемы продольных сечений тычинок разных типов.

I — тычинки с абаксиальным расположением пыльцевых мешков, *II* — тычинки с маргинальным расположением пыльцевых мешков, *III* — тычинки с адаксиальным расположением пыльцевых мешков. *а, г, е* — слабодифференцированные; *б* — гипоасфоделоидные; *в* — гипопельтатные; *д* — Tulipa-типа; *ж* — асфоделоидные; *з* — эпипельтатные. *1* — пыльцевые мешки, *2* — гинецей.

(адаксиального или абаксиального) положения к маргинальному и имела место редукция числа проводящих пучков от трех до одного. Такой же вывод сделал J. E. Canright (1952), проводивший сравнительные исследования тычинок у представителей порядка *Magnoliales*. При более широких филогенетических реконструкциях, включающих ископаемые и споровые растения, исследователи пришли к заключению, что первичным для покрытосеменных могло быть маргинальное расположение пыльников, которое впоследствии, еще на стадии широких плоских тычинок, перешло в ламинальное как с абаксиальным, так и с адаксиальным расположением. Затем в связи с редукцией стерильных тканей тычинок пыльники их у многих таксонов снова принимают маргинальное положение (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964). Рассмотрим имеющийся к настоящему времени материал по строению тычинок примитивных таксонов (табл. 1). Его анализ показывает, что тычинки с абаксиальным расположением пыльников преобладают в пяти из восьми порядков и встречаются в 21 семействе примитивных покрытосеменных. Адаксиальное расположение преобладает в одном-двух порядках и встречается в 11 семействах.

K. Sporne (1980) в результате исследования 30 морфологических, анатомических, эмбриологических и химических признаков двудольных вывел индекс продвинутости для большинства их семейств. Этот индекс мы приводим в табл. 2. Если вывести средние арифметические по данному показателю для семейств с абаксиальным и адаксиальным расположениями пыльников, то они окажутся примерно одинаковыми — 43 и 44 соответственно. Однако такой подход представляется несколько упрощенным. Среди таксонов с абаксиальным расположением пыльников имеются как достаточно примитивные, так и весьма специали-

ТАБЛИЦА 1

Положение пыльников на тычинках примитивных покрытосеменных

Таксон	Индекс продвинутости, по Sporne (1980)	Положение пыльников на тычинке	Источник
Magnoliales			
Winteraceae	35	АБ	Smith, 1943a, b; Bailey, Nast, 1943
Degeneriaceae	23	АБ	Canright, 1952
Eupomatiaceae	42	АБ	Имс, 1964
Himantandraceae	38	АБ	Bailey e. a., 1943
Annonaceae	40	АБ, М	Ozenda, 1949
Canellaceae	38	АБ	
Mirysticaceae	34	АБ	
Magnoliaceae	25	М, АД$^{+}$, (АБ)	Ozenda, 1949; Canright, 1952
Illiciales			
Illiciaceae	38	АД	
Schisandraceae	28	АБ, М?	Vijayaraghavan, Usha Dhar, 1975
Laurales			
Gomortegaceae	52	АД	
Austrobaileyaceae	—	АД	Canright, 1952
Amborellaceae	38	АД	
Trimeniaceae	34	М	
Chloranthaceae	54	АД, М	
Lactoridaceae	44	АБ	
Calycanthaceae	52	АБ	
Lauraceae	52	АБ, АД$^{++}$	
Hernandiaceae	61	АД	
Gyracarpaceae	—	АД	
Aristolochiales			
Aristolochiaceae	50	АБ	
Nymphaeales			
Cabombaceae	—	АБ, М	Mosley, 1958
Nymphaeaceae	48	АД	То же
Ceratophyllaceae	60	АБ	
Rafflesiales			
Rafflesiaceae	55	АБ	
Alismales			
Butomaceae	—	МТ	Schaeppi, 1939
Alismaceae	—	АБ	То же
Hydrocharitaceae	—	АД	» »
Najadales			
Potamogetonaceae	—	АБ	
Scheuchzeriaceae	—	АБ	
Ruppiaceae	—	АБ?	
Posidoniaceae	—	АБ	

Примечание. Положение пыльников: АБ — абаксиальное, АД — адаксиальное, М — маргинальное, МТ — Tulipa-тип; + — в сем. *Magnoliaceae* один род *Liriodendron* имеет абаксиально расположенные пыльники. ++ — у представителей сем. *Lauraceae* пыльники открываются клапанами. В двух внешних кругах андроцея интрорзно, во внутреннем круге — экстрорзно. В скобках указывается редко встречающееся в таксоне положение пыльников. Положение пыльников на тычинках в таксонах, по которым источник не указан, установлено автором статьи на основании суммы литературных данных и исследования фиксированного материала по отдельным видам.

ТАБЛИЦА 2

Некоторые особенности строения цветков двудольных

Таксон	Номер порядка (по Takhtajan, 1980)	Индекс продвинутости (по Sporne, 1980)	Положение пыльников	Тип вскрывания пыльников	Место прикрепления нити тычинки к пыльнику (считая от основания пыльника)	Величина свободных концов пыльцевых мешков: снизу	Величина свободных концов пыльцевых мешков: сверху	Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника внутреннего круга
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ranunculales	9								
Menispermaceae		47							
Menispermum dauricum			МТ	Л	О	О	О	Н	1
Cocculus trilobus			МТ						
Lardizabalaceae		48							
Akebia quinata			АБ?	Э	О	О	О	Н	3
Boquila trifoliata			АБ	Э	О	О	О	Н	
Partinia brunnoniana			АБ	Э	О	О	О	Н	3
Stauntonia angustifolia			АБ	Э	О	О	О	Н	7
S. hexaphylla			АБ	Э	О	О	О	Н	5
Berberidaceae		45							
Berberis darwinii			М	Л	О	О	О	Н	3
Bongardia chrisogonum			М	Э	О	О	О	Н	7
Gimnospermium alberti			АБ?	Э	О	О	О	Н	3
Epimedium pubigerum			АБ		О	О	О	Н	7
Jeffersonia dubia			АБ	Э	О	О	О	Н	5
Nandina domestica			М?	Э	О	О	О	Н	7
Ranunculaceae		53							
Aconitum thyriacum			АД	И	$^{1}/_{20}$	$^{1}/_{20}$	$^{1}/_{20}$	СП	Мн
Actaea arguta			М	Л	О	О	О	Н	1
Aquilegia vulgaris			М	Л	О	О	О	СП	
Anemone ranunculoides			АБ?	Э	О	О	$^{1}/_{20}$	Н	5
Caltha leptosepala			М	Л	О	О	О	Н	3
Clematis lanuginosa			М	Л-Э	О	О	О	Н	3
Eranthis hyemalis			М	Л-Э	О	О	О		9
Ficaria verna			М	Э	О	О	О	Н	5
Thalictrum minus			М	Л-И	О	О	О	Н	5
Trollius europaeus			М	Л	О	О	О	Н	3
Papaveraceae		48							
Chelidonium majus			М-АБ	Л	$^{1}/_{20}$	$^{1}/_{20}$	О	П	3
Eschscholtzia californica			М-АБ	Л-Э	О	О	О	Н	
Papaver nudicaule			АБ?	Л	$^{1}/_{20}$	$^{1}/_{20}$	О	П	5
Hamamelidales	16								
Hamamelidaceae		37							
Corylopsis spicata			М	Л	О	О	О	СП	3
Buxaceae		36							
Buxus balearica			АД	Л-И	$^{1}/_{10}$	$^{1}/_{10}$	О	Н	—
Urticales	18								
Ulmaceae		52							
Ulmus glabra			АБ?	Э	$^{1}/_{4}$	$^{1}/_{4}$	О	П	—
Cannabaceae									
Cannabis sativa			М	Л-И	$^{1}/_{10}$	$^{1}/_{10}$	О	—	3
Fagales	21								
Fagaceae		43							
Quercus robur			М	И-Л	$^{1}/_{4}$	$^{1}/_{4}$	$^{1}/_{5}$	СП	—
Betulaceae		38							
Alnus incana				Э	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{2}/_{3}$	Н	—
Caryophyllales	26								
Phytolaccaceae		50							
Rivina humilis			АД	И-Л	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{6}$	Н	3
Aizoaceae		45							
Glottiphyllum longum			АДЭ	Л	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{10}$	$^{1}/_{10}$	П	1
Cactaceae		53							
Rhipsalis teres			АД?	Л-И	$^{2}/_{3}$	$^{2}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	П	7
Selenicereus macdonaldii			М	Л	О	О	О	П	—
Chenopodiaceae		70							
Chenopodium sp.			АД	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	П	—

Таксон	Номер порядка (по Takhtajan, 1980)	Индекс продвинутости (по Sporne, 1980)	Положение пыльников	Тип вскрывания пыльников	Место прикрепления нити тычинки к пыльнику (считая от основания пыльника)	Величина свободных концов пыльцевых мешков		Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника внутреннего круга
						снизу	сверху		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Plumbaginales	28								
Plumbaginaceae		60							
Plumbago capensis			АД?	Л-И	1/2	1/2	О	П	1
Paeoniales	30								
Paeoniaceae		37							
Paeonia tenuifolia			М	Л	1/20	1/20	О	Н	Мн
P. moutan			М	Л	1/20	1/20	О	Н	Мн
Theales	31								
Ochnaceae		43							
Ochna atropurpurea			АД	Л-И	О	О	1/10	Н	9
Theaceae		40							
Camellia japonica			АДЭ	И	1/2	1/5	О	П	5
Violales	32								
Cistaceae		45							
Cistus psilosepalus			М	Л	О	О	О	Н	Мн
Cucurbitaceae		54							
Momordica charantia			АД?	Э(!)	О	—	—	—	5
Capparales	34								
Brassicaceae		60							
Alliaria petiolata			АД?	И	1/4	1/4	О	П	3
Barbarea vulgaris			АД?	Л-И	1/3	1/3	О	П	5
Cardamine amara			АД?	И	1/5	1/5	1/20	П	1
Iberis sempervirens			АДА	И	1/3	1/5	О	П	1
Tamaricales	35								
Tamaricaceae		45							
Tamarix ramosissima			—	Л-И	1/2	1/2	1/10	П	5
Salicales	36								
Salicaceae		44							
Salix triandra			АБ	Э	О	О	О	Н	—
Populus nigra			АБ?	Л-Э	1/10	1/10	1/10	Н	—
Primulales	39								
Myrsinaceae		53							
Ardisia vallichiana			АДЭ	И	1/5	1/10	О	П	7
Maesa hupehensis			АД	И	1/4	1/4	1/4	Н	1
Primulaceae		59							
Anagallis arvensis			АДЭ	И	1/5	1/10	О	П	7
Lysimachia nummularia			АДЭ	И	1/4	1/10	О	Н	5—7
Primula elatior			АДЭ	Л-И	1/8	1/5	О	Н	1
P. macrocalyx			АДЭ	Л-И	1/5	1/6	О	П	1
Malvales	40								
Tiliaceae		42							
Spartinia africana			АДЭ	Л-И	1/3	1/5	О	П	5
Euphorbiales	41								
Euphorbiaceae		37							
Croton ciliata			АД?	Л-И	О	О	О	Н	5
Dalechampia flexiosa			М	Л	О	О	О	П	—
Jatropa podagrica			АБ?	Л-И	1/10	1/10	О	Н	1
Saxifragales	43								
Hydrangeaceae									
Deutzia taiwanensis			—	Э	1/2	1/2	1/5	—	5
Dichroa febrifuga			М	Л	1/5	1/5	1/5	Н	3
Saxifragaceae		48							
Bergenia crassifolia			МТ	Л-И	—	—	—	—	3
Saxifraga caespitosa			АДЭ	Л	1/2	1/3	О	—	5
Crassulaceae		55							
Bryophyllum tubiflorum			М	Л?	1/3	1/3	О	П	—
Sedum acre			МТ	Л	—	—	—	—	3
S. spurium			МТ	Л	—	—	—	—	1

Табл. 2 (*продолжение*)

Таксон	Номер порядка (по Takhtajan, 1980)	Индекс продвинутости (по Sporne, 1980)	Положение пыльников	Тип вскрывания пыльников	Место прикрепления нити тычинки к пыльнику (считая от основания пыльника)	Величина свободных концов пыльцевых мешков		Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника внутреннего круга
						снизу	сверху		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Grossulariaceae									
Ribes aureum			АДЭ	Л-И	1/4	1/10	О	П	1
R. spicatum			М	Л	1/5	1/5	1/5	П	1
Rosales	44								
Rosaceae		43							
Cerasus tomentosa			М	И	1/3	1/3	О	П	1
Chaenomelis japonica			АДЭ	Л-И	1/3	1/4	1/10	П	7
Cotoneaster lucida			АДЭ	И	1/2	1/3	О	П	3
Crataegus submollis			АДЭ	И	1/3	1/4	1/10	П	3
Malus cerasifera			М	И	1/3	1/3	1/10	П	3
M. domestica			АД?	Л	1/2	1/2	1/5	П	1
Osteomeles schwerinae			АДЭ	И-Л	1/3	1/4	1/5	П	3
Padus racemosa			АДЭ	И	1/3	1/4	1/4	П	5
Pyracantha crenatoserrata			АД	И	1/2	1/2	1/5	П	5
Pentaphilloides floribunda			АДЭ	ЛТ	1/3	О	О	—	3
Potentilla anserina			АДЭ	Л	1/3	О	О	П	3
Fabales	45								
Fabaceae		48							
Erythrina crista-galli			АДЭ	И	1/2	О	О	П	—
Laburnum anagiroides			АД	Л-И	1/5	1/5	1/6	П	—
Myrtales	49								
Myrtaceae		45							
Acca sellowiana			АДЭ	Л-И	1/2	1/3	1/5	—	5
Eucaliptus occidentalis			АДЭ	И	1/2	1/10	1/10	П	—
Leptospermum scoparium			АД	И	1/2	—	—	П	1
Onagraceae		55							
Clarcia uniflora			АДЭ	Л-И	1/10	1/20	О	П	5
Epilobium montanum			АДЭ	И	1/2	1/10	1/10	Н	3
Fuchsia magellanica			АДЭ	Л-И	1/3	1/10	О	Н	5
Oenothera biennis			АДЭ	И	1/2	О	О	—	—
Rutales	50								
Rutaceae		45							
Citrus limon			АДЭ	И	1/4	1/10	О	П	Мн
Choisya ternata			И	Л-И	1/3	1/3	1/10	П	3
Murraya exotica			М	Л	1/4	1/4	1/5	—	3
Meliaceae		47							
Aglaia odorata			М	Л-И	О	О	О	Н	3
Sapindales	51								
Aceraceae		52							
Acer japonicum			М	Л	1/3	1/3	О	П	5
A. platanoides			МТ	—	—	1/4	О	—	1
Geraniales	52								
Oxalidaceae		48							
Oxalis acetosella			АД?	И-Л	1/3	1/3	1/5	П	5
Geraniaceae		53							
Pelargonium odoratissimum			АДЭ	И-Л	1/3	О	О	П	1
P. tomentosum			АДЭ	И-Л	1/3	О	О	П	1
Tropaeolaceae		63							
Tropaeolum hybr. hort.			МТ	Л-И	—	1/10	О	—	3
Polygalales	53								
Malpighiaceae		57							
Malpighia coccigera			АД	М	1/4	1/4	О	П	3
Celastrales	56								
Celastraceae		47							
Euonimus planipes			Т	—	О	О	О	Н	3
Gentianales	62								
Apocinaceae	57								
Rauwolfia serpentina		АДЭ	И	1/2	1/3	О	П	3	

Таксон	Номер порядка (по Takhtajan, 1980)	Индекс продвинутости (по Sporne, 1980)	Положение пыльников	Тип вскрывания пыльников	Место прикрепления нити тычинки к пыльнику (считая от основания пыльника)	Величина свободных концов пыльцевых мешков: снизу	сверху	Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника внутреннего круга
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gentianaceae		63							
Gentiana lutea			М	Л	1/5	1/5	О	Н	3
G. septemifida			М	Э-Л	1/3	1/3	О	—	3
Oleales	63								
Oleaceae		62							
Forsythia ovata			АД	Э (!)	1/3	1/4	О	П	3
Jasminum wallichianum			АДЭ	И	1/7	1/10	О	П	3
Syringa villosa			АДЭ	Л	2/3	1/3	1/10	Н	3
Dipsacales	64								
Caprifoliaceae		60							
Abelia grandiflora			АДЭ	И	1/2	1/3	О	П	1
Lonicera alpigena			АДЭ	И	1/5	1/7	О	Н	3
Sambucus racemosa			АБ?	Э	1/3	1/3	1/3	Н	3
Weigela florida			АДЭ	И	1/3	О	О	Н	—
Valerianaceae		83							
Centranthus angustifolius			АД	И	1/2	1/2	1/10	П	3
Valeriana officinalis			АД	И-Л	1/2	1/2	1/3	П	3
Polemoniales	66								
Convolvulaceae		60							
Calystegia sepium			АД	И-Л	1/10	1/10	О	Н	Мн
Boraginaceae		60							
Anchusa italica			АДЭ	Л-И	1/2	1/10	О	П	3
Pulmonaria obscura			АДЭ	И	1/2	О	О	Н	3
Symphitum caucasicum			АД	И	1/3	1/3	1/5	Н	3
Lamiales	67								
Verbenaceae		67							
Callicarpa americana			АД	И	1/3	1/3	1/20	—	1
Clerodendron thomsonae			АБ?	И	1/2	1/2	1/10	П	3
Lantana camara			АД	И	1/5	1/5	1/10	Н	1
Scrophulariales	68								
Solanaceae		68							
Petunia hybrida			М	Л	1/2	1/2	О	П	5
Scopolia carniolica			М	И-Л	1/3	1/3	1/20	П	3
Scrophulariaceae		67							
Antirrhinum majus			АД	И	2/3	2/3	1/10	—	Мн
Digitalis lutea			АД	И	1/2	1/2	О	Н	3
Veronica gentianoides			АДА?	И	2/5	2/5	О	—	5
Bignoniaceae		80							
Spathodeae campanulata			АДЭ	И	1/2	2/5	О	П	1
Gesneriaceae		70							
Achimenes longiflora			АДЭ	И	1/3	1/4	О	—	1
Acanthaceae		72							
Asystasia gangetica			АД?	И	1/4	1/4	О	П	3
Fittonia gigantea			—	—	2/5	2/5	1/5	—	1
Ruellia amoena			АД	И	1/3	1/3	1/20	СП	1
Asterales	72								
Asteraceae		72							
Bellis perennis			АД?	И	О	О	О	Н	1
Petasites officinalis			АД?	И	О	О	О	Н	1

Примечание. Положение пыльников: М — маргинальное, Т — терминальное, МТ — маргинально-терминальное (остальные обозначения даны в тексте). Тип вскрывания пыльников: Э — экстрорзный, И — интрорзный, Л — латрорзный; промежуточные положения: Л-И — латрорзно-интрорзный и т. п. Подвижность пыльников: Н — неподвижные, П — подвижные, СП — слабоподвижные. В столбцах 6, 7, 8 даны размеры в долях длины пыльников. О — пыльники прикреплены в основании. Знак «?» — точно тип установить невозможно. Знак «!» — правильное обозначение; число жилок в листочках околоцветника: Мн — много больше 9.

зированные, но гетеробатмичные порядки, поэтому будет правильнее сравнить средние арифметические индексов продвинутости только у наиболее примитивных порядков обеих групп — *Magnoliales* и *Laurales*. Они равняются 36 и 48 соответственно, т. е. порядок, подавляющее большинство семейств которого характеризуется абаксиально расположенными пыльниками, имеет достоверно более низкий индекс продвинутости. Даже если не признавать правильность исключения из анализа порядков *Aristolochiales*, *Illiciales*, *Nymphaeales*, придется отметить, что тычинки с адаксиальным расположением пыльников начинают встречаться в более высокоорганизованных (судя по индексу продвинутости Sporn) порядках.

Тот факт, что большинство родов сем. *Magnoliaceae* также имеет адаксиально расположенные пыльники, видимо, не играет большой роли, так как возникновение семейств относится к более позднему времени, чем возникновение порядков, и сходство структуры в отдельных семействах могло возникнуть в процессе филогенеза параллельно и независимо. В этом отношении интересные сведения мог бы дать филогенетический анализ или анализ индексов продвинутости родов внутри семейств *Magnoliaceae* и *Nymphaeacea*, в которых роды *Liriodendron* и *Cabomba* имеют тычинки с абаксиально расположенными пыльниками. Во всяком случае по строению гинецея *Cabomba* может рассматриваться как наиболее примитивный член сем. *Nymphaeaceae*.

Для понимания эволюции любого органа важное значение имеет знание распределения особенностей его строения в пределах филемы. Как известно, примитивные таксоны совмещают в своем строении признаки различных уровней организации. В более же продвинутых происходят накопление признаков высокой организации и исчезновение примитивных.

В табл. 2 собраны данные проведенного нами анализа строения тычинок отдельных представителей большинства порядков двудольных. Следует подчеркнуть, что достаточно уверенно судить о положении пыльников мы можем у пельтатных тычинок и в меньшей степени — у тычинок с пыльниками, прикрепленными в основании, хотя для последних уже нельзя исключить возможность поворота на протяжении онтогенеза, как это показано, например, для *Iris pumila* L. (Engler, 1876). Еще легче допустить подобную возможность для тычинок с коротким связником и свободными концами пыльцевых мешков. (Очень показательны в этом отношении наши северные *Convolvulaceae* — *Convolvulus arvensis* L. и *Calystegia sepium* (R. Br.), которые имеют в бутоне интрорзно, а в открытом цветке экстрорзно расположенные пыльники. Возможно, это связано с изменением у них по сравнению с тропическими родственниками способа привлечения опылителей.) При анализе данных табл. 2 возможность подобных поворотов следует учитывать.

Анализируя материал табл. 2, можно отметить, что наряду с рассмотренными выше представителями примитивных групп тычинки с абаксиально расположенными пыльниками характерны для сем. *Lardizabalaceae*, большинства членов сем. *Berberidaceae*, некоторых *Papaveraceae* и *Ranunculaceae*. Относительно представителей последнего семейства надо отметить, что, несмотря на боковое расположение борозды раскрывания пыльника, у некоторых из них (*Caltha palustris* L., *Ficaria verna* L.) после растрескивания наружу отворачивается только абаксиальная стенка пыльцевых мешков и при маргинальном положении пыльников вскрывание остается в известной степени экстрорзным.

Следующим этапом эволюции тычинки, видимо, является перемещение пыльников в маргинальное положение. Оно встречается у многих *Berberidaceae*, большинства *Ranunculaceae* и в некоторых более продвинутых семействах вплоть до *Solanaceae*, но в основном обнаруживается в среднем отделе системы от *Berberidales* до *Violales*. Возможно несколько более широкое распространение этого типа пыльников, маскируемое приспособительными онтогенетическими реакциями. Более точный ответ на этот вопрос может дать только исследование органа в развитии.

Начиная с *Brassicaceae*, единично даже с *Ranunculaceae*, наряду с маргинальным типом расположения пыльников обнаруживаются тычинки с адаксиальным их расположением, причем этот тип постепенно почти полностью вытесняет все другие. Несколько выпадают из общей картины представители подкласса *Hama-*

melididae. При достаточно высоком индексе продвинутости они имеют абаксиально расположенные пыльники. Является ли это положение первичным или есть следствие вторичного приспособления к ветроопылению, пока не ясно. Это же замечание можно отнести и к сем. *Salicaceae.*

Таким образом, повышенная частота встречаемости семейств и порядков с абаксиальным расположением пыльников среди примитивных таксонов, более высокий в среднем индекс продвинутости порядков, где начинают встречаться тычинки с адаксиальным расположением пыльников, и, наконец, полное или почти полное отсутствие абаксиально расположенных пыльников среди высокоорганизованных групп, — все это говорит о первичности их абаксиального расположения.

Нельзя, конечно, упускать из виду, что большинство биологических закономерностей имеет статистический характер. Это определяет большее или меньшее количество исключений, поэтому наши выводы мы должны выразить в более осторожной форме: абаксиальное и происходящее из него гипопельтатное положение пыльников с большой долей вероятности указывает на первичное, примитивное строение органа. Появление у примитивных таксонов тычинок с адаксиальным расположением пыльников мало вероятно, хотя полностью исключить такую возможность для каждого конкретного случая мы и не в праве. (Примером может служить сем. *Magnoliaceae* в порядке *Magnoliales.*)

Надо отметить также, что в некоторых филах эволюционное развитие достаточно долго может идти с сохранением абаксиального расположения пыльников: примером этого может служить семейство лилейных (принимаемое в узком смысле). Число таких линий, видимо, невелико.

В общих чертах эволюция тычинки рисуется нам следующим образом: еще у вымерших предков покрытосеменных, которые, по всей видимости, не имели плотного стробила и покровов, под жестким давлением отбора выработалось абаксиальное расположение спороносных органов. Оно способствовало их защите от осадков и благоприятствовало анемофилии. (Это может и не исключать более раннего маргинального положения спорангиев, предполагаемого некоторыми авторами — Имс, 1964; Тахтаджян, 1964. Но среди ныне живущих покрытосеменных следов такого положения мы не видим.) После того, как функция защиты перешла к покровам цветка, для реализации возможностей энтомофилии более выгодным оказалось адаксиальное или маргинальное расположение пыльников. Оно и возникло в более эволюционно продвинутых таксонах. В этом направлении эволюция тычинок происходила независимо и параллельно у одно- и двудольных.

Вопрос о первичном положении пыльников на тычинке тесно связан с вопросом о направлении их вскрывания. Из ранее приведенных данных (Чупов, 1984, табл. 4, графа 2) и табл. 2 настоящей статьи можно заключить, что в процессе эволюции экстрорзное раскрывание заменялось латрорзным и интрорзным, причем создается впечатление, что последний способ раскрывания пыльников столь выгоден, что даже у гипопельтатных тычинок продвинутых лилейных (сем. *Liliaceae* s. str.) пыльники в процессе роста поворачиваются, становясь интрорзными. При более внимательном рассмотрении смысл этого поворота оказывается не совсем ясным, так как раскрытый пыльник разворачивает свои стенки, покрываясь пыльцой со всех сторон.

Из других эволюционных особенностей тычинок можно указать рано наступающую замену слабодифференцированных тычинок на хорошо дифференцированные, но еще прикрепленные к нити основанием, и затем на пельтатные и, наконец, на пыльники с почти полностью свободными пыльцевыми мешками и сильно редуцированными связниками. Можно отметить также появление в более высокоорганизованных таксонах подвижных качающихся и вращающихся пыльников (к последним относятся пыльники Tulipa-типа и асфоделоидные). В трубчатых цветках подвижность пыльников ограничена и может не реализоваться.

При анализе жилкования листочков околоцветника цветков однодольных (Чупов, 1984) можно было отметить тенденцию к уменьшению числа жилок от многих (9 и более) до одной. При этом число жилок весьма слабо коррелирует с размером (шириной) этих органов. Так, очень небольшие листочки околоцвет-

ников представителей семейств *Alismataceae*, *Melanthiaceae*, *Arecaceae* имеют по 7, 9 и более жилок. Такие же или даже большие по размерам листочки околоцветников у представителей более продвинутых семейств *Asparagaceae*, *Polygonataceae*, *Dracaenaceae*, *Scillaceae*, *Alliaceae* имеют, как правило, по одной жилке. Однако у достаточно высоко продвинутых, но имеющих значительные по размеру цветки (семейства *Agavaceae*, *Ixioliriaceae*) в членах околоцветника снова обнаруживается большое число жилок. Как видно из табл. 2 настоящей работы, у двудольных такая тенденция если и имеет место, то выражена значительно слабее. Частично это может быть следствием несовершенства системы, но в большей степени, видимо, связано с иным характером, большей легкостью ветвления жилок у двудольных, чем у однодольных.

Примечание. Когда настоящая статья была уже сдана в печать, мы, продолжая изучение тычинок двудольных, обнаружили ряд таксонов эволюционно продвинутых порядков, имеющих абаксиально расположенные пыльники. Возможно, они составляют эволюционную линию *Cucurbitales* (?)—*Ericanae*—*Lamianae*. Подробнее об этом будет сообщено в следующей работе.

ЛИТЕРАТУРА

Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Лодкина М. М.* К истории развития тычинок некоторых однодольных: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1952. 22 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Чупов В. С.* Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Анализ признаков. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1451—1461. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Т. 2. М.: Мир, 1980. 558 с. — *Bailey I.*, *Nast Ch. G.* The comparative morphology of the *Winteraceae*. I. Pollen and stamens. — J. Arn. Arbor., 1943, vol. 24, N 1, p. 340—346. — *Bailey I. W.*, *Nast Ch. G.*, *Smith A. C.* The family *Himantandraceae*. — J. Arn. Arbor., 1943, vol. 24, N 1, p. 190—206. — *Baum H.*, *Leinfellner W.* Die ontogenetischen Abänderungen des diplophyllen Grundbaues der Staubblätter. — Österr. Bot. Zeitschr., 1953, Bd 100, Hf 1—2, S. 91—135. — *Canright J. E.* The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. I. Trends of specialization in the stamens. — Amer. J. Bot., 1952, vol. 39, N 7, p. 484—497. — *Engler A.* Beiträge zur Kenntniss der Antnerenbildung der Metaspermen. — Jahrb. Wis. Bot., 1876, Bd 10, S. 275—316. — *Mosley M. F.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. 1. The nature of the stamens. — Phytomorphology, 1958, vol. 8, N 1—2, p. 1—29. — *Ozenda P.* Recherches sur les Dicotyledones apocarpiques. — Ècole normale superieure. Publ. Lab. Biol., 1949, t. 2, p. 1—183. — *Parkin J.* The protrusion of the connective beyond the anther and its bearing on the evolution of the stamen. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 1, p. 1—8. — *Schaeppi H.* Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Staubblättern der Monocotyledonen. — Nova Acta Leopold., N. F., 1939, Bd 6, N 42, S. 390—447. — *Smith A. C.* The American species of *Drimys*. — J. Arn. Arbor., 1943a, vol. 24, N 1, p. 1—33. — *Smith A. C.* Taxonomic notes on the Old World species of *Winteraceae*. — J. Arn. Arbor., 1943b, vol. 24, N 1, p. 119—164. — *Sporne K. R.* A re-investigation of character correlation among dicotyledons. — New Phytol., 1980, vol. 85, N 3, p. 419—449. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Vijayaraghavan M. R.*, *Usha Dhar. Kadsura heteroclita* — microsporangium and pollen. — J. Arn. Arbor., 1975, vol. 56, N 1, p. 176—182.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 VII 1984.

SUMMARY

An analysis of morphological structure of flower organs has shown that evolutionary trends in the anther position — from abaxial to marginal and adaxial — may be traced in living plants. The veins of the perianth members in monocotyledons evolved from numerous to a single one. This evolutionary trend has not been found to be clearly expressed in dicotyledons.

СООБЩЕНИЯ

УДК (58.035.2+58.032) : 577.73 : (581.45+581.44)

Г. Г. Левин

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ К ДЕФИЦИТУ СВЕТА И ВЛАГИ У ЛИСТЬЕВ И СТЕБЛЕЙ *TRADESCANTIA FLUMINENSIS* (*COMMELINACEAE*)

H. G. LEVIN. AGE CHANGES IN THE RESISTANCE TO LIGHT AND WATER DEFICIT IN LEAVES AND STEMS *TRADESCANTIA FLUMINENSIS* (*COMMELINACEAE*)

Изучали изменения устойчивости листьев и стеблей *Tradescantia fluminensis* в процессе их роста, созревания и старения. Исследовали листья не отделенные и отделенные от стебля, которые заглубляли базальной частью в почву или погружали в воду. Для опытов в темноте (при температуре 18—22 °C) использовали молодые растения, выращенные на свету. В темноте зрелые листья верхних ярусов побега жили до 4—6 мес, а стебли еще дольше, сохраняя способность к вегетативному возобновлению. Устойчивость листьев в темноте в условиях достаточного увлажнения (а также при обезвоживании) возрастала по мере их роста и снижалась при старении. Изменения устойчивости обнаруживались задолго до появления внешних признаков старения. Длительность жизни листьев разных ярусов при отделении их от стебля выражалась одновершинной кривой. Это позволяет использовать изменение их устойчивости как один из количественных показателей возрастных изменений. У отделенных от стебля листьев, не закончивших рост, длительность жизни при дефиците света и влаги была значительно меньше, чем у таких же листьев, сохраняющих связь со стеблем.

Мы поставили задачу изучить возрастные изменения устойчивости листьев и стеблей традесканции *Tradescantia fluminensis* к дефициту некоторых экологических факторов. Такого рода исследования, очевидно, могут представить интерес как один из подходов к изучению возрастных изменений у растений. Кроме того, они могут дать дополнительный материал для их экологической характеристики.

Материал и методика

Для наблюдений использовали не отделенные и отделенные от стебля листья, которые располагали в рядах в соответствии с их ярусом (положением на стебле). Из опытов исключали самые верхние (зачаточные) листья длиной 0.5 см и менее. Каждый лист обозначали ярусом (отсчет от базального конца побега) и порядковым номером (от его апикальной части).

Исследовали ветви 1-го порядка главного побега и укорененные отрезки побегов с целой верхушкой и с разным числом листьев. Изучали молодые побеги без внешних признаков старения стебля и листьев.

Для определения длительности жизни листьев целых растений традесканции, выращенных в горшках с землей, варьировали интенсивность освещения. В одних случаях растения находились все время на рассеянном солнечном свете, в других — подвергались воздействию прямого солнечного света в течение 2—4 ч. Интенсивность света варьировала в течение суток и сезонов года, что соответствовало обычным условиям выращивания традесканции. В большинстве опытов использовали дополнительное освещение с октября по апрель двумя лампами дневного света мощностью 40 Вт. Они находились на расстоянии от 0.8 до 1.2 м от растений или отдельных листьев. Продолжительность дополнительного освещения в ноябре—феврале составляла 14—16 ч, в остальное время

уменьшалась (в соответствии с длиной дня). Растения, как обычно в наших условиях, не цвели.

Были проведены также опыты на рассеянном свете со стеблевыми черенками с одним листом и узлом, заглубленным в почву. У черенков развивались корни и ветви (которые полегали и укоренялись). Опыты с удалением и сохранением ветвей показали, что ветви не влияли заметно на длительность жизни листа исходного черенка. Изучали и листья, полностью отделенные от стебля и заглубленные в почву на $^1/_4$—$^1/_3$ их длины.

В ряде опытов молодые растения, выращенные на свету в горшках с землей, переносили в темноту. Изучали длительность жизни листьев, не отделенных от стебля и отделенных и заделанных базальной частью в почву.

Были поставлены также опыты с листьями, отделенными от стебля и погруженными в воду на свету (весной и летом на рассеянном солнечном) и в темноте при температуре 20—24°. Листья помещали в лунки белой палитры. По мере испарения добавляли воду. В световом варианте листья находились в 50—60 см от южного окна, а зимой и весной дополнительно освещались лампами дневного света.

Проведены наблюдения над листьями и побегами, которые высушивали на воздухе при 20—24° в темноте или при слабом рассеянном свете. Влажность воздуха колебалась от 45—50 до 75—80 %. Отделенные от стебля листья и побеги, извлеченные из земли, после промывания корней прикрепляли к картону нитками или узкими полосками клейкой ленты.

Отмирание листьев на воздухе выявляли по их потемнению и последующему засыханию. При сильном увлажнении листьев (например, при погружении в воду) отмирание их сопровождалось сильным обесцвечиванием, просветлением до почти полной прозрачности, последующим потемнением и размягчением (после чего происходил посмертный распад тканей).

Результаты

По нашим данным, листья вечнозеленого растения *Tradescantia fluminensis* в обычных условиях культивирования на рассеянном солнечном свете живут в среднем 250—300 сут (иногда 380 сут). В менее благоприятных условиях, например при прямой солнечной инсоляции, особенно весной и летом, в течение 3—4 ч они жили 160—190 сут. В это время, очевидно, проявлялось фотохимическое действие света («выцветание» листьев), происходил их перегрев и возникал дефицит влаги (засыхали части пластинок даже у довольно молодых зеленых листьев). По нашим наблюдениям, старение и отмирание листьев нередко ускорялись из-за отставания развития корней от роста побегов.

У укорененных в почве стеблевых черенков листья нередко жили до 200—220 сут (а с учетом их жизни до черенкования — до года и более). Не установлено четкой зависимости между ярусом листа на исходном побеге и длительностью его жизни в опыте (после черенкования). Очевидно, эта зависимость маскировалась различиями в укоренении разных черенков. Кроме того, благодаря укоренению старение их нередко тормозилось, и листья нижних ярусов часто жили не меньше, чем средних и верхних ярусов. Более четко эта зависимость проявилась у листьев, полностью отделенных от стебля и заделанных базальной частью на $^1/_4$—$^1/_3$ длины во влажную почву. Листья с одного побега располагали в ряд соответственно их ярусу. Число членов ряда колебалось от 7 до 15 в зависимости от возраста побега. Максимальная длительность их жизни на рассеянном солнечном свете при 20—24° (25—26°) достигала 200—220 сут (а с учетом их жизни до отделения от стебля — 260—300 сут. и более). Как правило, дольше жили отделенные от стебля верхние листья, меньше всего — нижние. У молодых растений, которые после выращивания на свету переносили в темноту, наблюдалось вытягивание междоузлий между верхними, еще сближенными листьями, образовавшимися на свету. В длительных опытах нередко отмечалось формирование 1—3 небольших этиолированных листьев. В дальнейшем верхушка побега нередко отмирала, что стимулировало образование боковых веточек с листьями. При отмирании верхушки побега обычно сокращалась длительность жизни самых верхних листьев.

ТАБЛИЦА 1

Длительность жизни листьев, не отделенных от стебля, в темноте у побегов, укорененных в почве

Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток		
			до приобретения светло-зеленой окраски	до полного отмирания	процент
Начало опыта 6 XII 1982					
1	8	—	83	101	100
2	7	—	83	97	96
3	6	—	83	95	94
4	5	—	66	78	77
5	4	—	24	38	38
6	3	—	12	29	29
7	2	—	5	19	19
8	1	—	5	13	13
Начало опыта 18 II 1982					
1	4	1.3	112	120	100
2	3	1.4	86	100	83
3	2	1.1	81	101	83
4	1	1.4	—	24	20

Побеги, укорененные в почве (или погруженные базальной частью в воду), после пребывания в течение 4—5 мес в темноте при (18°) 19—20° (22°) сохраняли жизнеспособность. Если у них оставались живыми самые верхние частично обесцвеченные листья, они зеленели при переносе растений на свет и начиналось образование более крупных листьев. При отмирании в темноте верхушки побега и корней рост на свету возобновлялся за счет развития боковых ветвей и новых корней.

Некоторые данные по листьям, не отделенным от стебля, представлены в табл. 1, а по отделенным и заглубленным базальной частью в почву — в табл. 2. Как показывает сравнение этих данных, при сохранении связи со стеблем верхние листья (даже если они не вполне выросли) живут не меньше, а нередко и дольше, чем следующие за ними, а при отделении от стебля самые верхние листья живут меньше более зрелых и более крупных. В рядах листьев, отделенных от стебля, это наблюдалось всегда, без исключения, в том числе и в опытах с листьями, отделенными от стебля и погруженными в воду на рассеянном свете и в темноте (табл. 3 и 4). По данным наблюдений 1982 г. максимальная длительность жизни листьев в воде в темноте составила 4 мес (табл. 4). Однако в опытах 1984—1985 гг. было показано, что при неполном погружении в воду (а следовательно, при улучшении аэрации) листья могут жить в темноте до 6 мес и более.

Результаты изучения длительности жизни отделенных от стебля листьев и целых побегов, которые высушивали на воздухе при температуре 20—24°,

ТАБЛИЦА 2

Длительность жизни листьев, отделенных от стебля и частично заглубленных в почву, в темноте (начало опыта 6 XII 1982)

Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток		
			до приобретения светло-зеленой окраски	до полного отмирания	процент
1	6	2.0	32	34	52
2	5	2.6	60	66	100
3	4	2.8	58	65	99
4	3	2.7	30	38	58
5	2	2.5	20	29	44
6	1	1.3	15	21	32

ТАБЛИЦА 3

Длительность жизни листьев, отделенных от стебля, в воде на рассеянном свете (начало опыта 8 XII 1982)

Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток		
			до приобретения светло-зеленой окраски	до полного отмирания	процент
1-й побег					
1	8	0.8	69	77	40
2	7	2.5	153	159	82
3	6	2.1	182	194	100
4	5	1.8	145	152	78
5	4	1.5	108	111	56
6	3	1.2	30	38	19
7	2	—	~80	83	43
8	1	0.8	~48	52	27
2-й побег					
1	5	0.7	103	110	53
2	4	2.8	190	205	100
3	3	2.5	115	119	58
4	2	1.4	136	143	70
5	1	0.8	82	87	43

приведены в табл. 5—7. При постепенном высыхании отделение листьев от стебля и сохранение связи с ним влияли на длительность их жизни так же, как и при достаточном и избыточном увлажнении (см. табл. 1—4).

При высыхании побега на воздухе верхние метамеры его могут жить очень долго; при этом нередко наблюдается медленный рост, который особенно четко выражен при удалении верхушки стебля и формировании коротких боковых веточек с мелкими листьями. После частичного погружения таких побегов в воду рост их ускорялся, развивались новые ветви и корни.

ТАБЛИЦА 4

Длительность жизни листьев, отделенных от стебля, в воде в темноте (начало опыта 8 XII 1982)

Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток		
			до приобретения светло-зеленой окраски	до полного отмирания	процент
1-й побег					
1	8	1.6	55	75	75
2	7	3.1	91	101	100
3	6	3.7	59	69	69
4	5	3.3	49	61	60
5	4	2.9	39	48	48
6	3	2.4	34	44	44
7	2	1.3	22	28	28
8	1	0.9	~6	18	18
2-й побег					
1	7	1.2	32	49	40
2	6	2.9	104	123	100
3	5	2.8	104	116	94
4	4	2.8	75	95	77
5	3	2.5	45	67	54
6	2	1.8	32	49	38
7	1	0.9	~10	27	27

ТАБЛИЦА 5

Длительность жизни листьев расчлененного на части побега при высушивании на воздухе на слабом рассеянном свете при температуре 22—24° (опыт с 3 IV по 4 V 1982)

Номер листа	Ярус листа	Число суток до полного отмирания	Процент
1	8	7	23
2	7	28	87
3	6	32	100
4	5—	25	78
5	4—	16	50
6	3—	14	44
7	2—	14	44
8	1—	15	47

Примечание. Во второй графе цифры с тире обозначают листья на отрезках стебля, без тире — листья, полностью отделенные от стебля.

В табл. 8 показана связь между размерами листьев и длительностью их жизни в опыте. У листьев верхнего яруса, длина которых составляла от 25 до 70 % от длины самого крупного (более или менее зрелого) листа, длительность жизни достигала 40—70 % от максимальной (отмеченной для 2-го или 3-го листа, считая от верхушки побега). Следовательно, длительность жизни листьев (отделенных от стебля) возрастает по мере завершения их роста и вступления в фазу зрелости.

Обсуждение

В качестве показателя возрастных изменений листьев традесканции мы использовали их устойчивость к дефициту света и влаги. Этот показатель оказался весьма чувствительным: он позволяет обнаружить начало старения листьев задолго до того, как оно становится внешне заметным. Полученные этим методом данные согласуются с результатами цитологических, биохимических и физиологических исследований, на основе которых выявляются начальные фазы старения клеток, когда окраска листьев еще не изменяется. Так, А. Леопольд (1968) указывает, что на первом этапе старение проявляется в снижении содержания белкового азота и РНК, ослаблении фотосинтеза и дыхания и лишь на втором этапе листья желтеют. По Ю. В. Гамалею (Гамалей, Куликов, 1978), у листопадных представителей сем. *Oleaceae* (*Fraxinus*, *Syringa* и др.) уменьшение числа рибосом, разрушение тилакоидов и накопление пластоглобул наблюдаются еще в зеленом листе, не имеющем внешних признаков старения.

Устойчивость листьев (и метамеров побега) мы определяли по длительности их жизни в темноте и при высушивании на воздухе. Большая продолжитель-

ТАБЛИЦА 6

Длительность жизни листьев, не отделенных от стебля, при высушивании на воздухе на слабом рассеянном свете при температуре 20—24° (опыт с 20 V по 27 IX 1982)

Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток до полного отмирания	Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток до полного отмирания
1	14	—	128	7	8	2.9	55
2	13	2.1	95	8	7	—	55
3	12	—	104	9	6	3.1	55
4	11	2.4	104	10	5	3.1	7
5	10	2.1	90	11	4	2.5	28
6	9	—	68	12	3	1.9	14

Примечание. 1-й и 2-й листья с признаками старения до начала опыта были удалены.

ТАБЛИЦА 7

Длительность жизни листьев, не отделенных от стебля, при высушивании на воздухе в темноте при (19) 20—21 (22°) (опыт с 8 I по 11 IV 1983)

Номер листа	Ярус листа	Длина листа, см	Число суток до полного отмирания	Процент
1	10	1.2	93	100
2	9	2.1	88	95
3	8	2.5	79	85
4	7	—	45	48
5	6	2.8	38	40
6	5	—	28	31
7	4	2.4	24	26

Примечание. 1-й, 2-й и 3-й листья с признаками старения до опыта удалены.

ность их жизни в этих условиях (помимо исходного возрастного состояния), очевидно, была связана с сильным торможением роста, а следовательно, и с более экономным расходованием вещества и энергии. Этим же, очевидно, следует объяснить долгую жизнь листьев, отделенных от стебля, в темноте и на свету. По литературным данным (Vickery e. a., 1935, 1937; Кулаева, 1973; Мокроносов, 1982, 1983, и др.), срезанные листья, как правило, быстрее стареют и отмирают, чем на растении, но есть и исключения. Так, высечки листьев лимона во влажной атмосфере на свету оставались зелеными 5—6 лет. А. Т. Мокроносов (1982, 1983) указывает на возможность длительного сохранения фотосинтеза, но на более низком уровне, при отделении листа от стебля. Так, высечки листьев вечнозеленых растений во влажной камере живут 5—10 лет, сокращая фиксацию CO_2 до 10—20 % от интактных листьев.

ТАБЛИЦА 8

Относительная длительность жизни листьев, отделенных от стебля, в зависимости от их длины и положения на стебле

Побег	Номер листа	Ярус листа	Длина		Число суток
			см	%	
Листья в темноте (базальная часть в почве)					
1	1	6	2.0	70	52
	2	5	2.6	90	100
	3	4	2.8	100	99
Листья в темноте, в воде					
1	1	8	1.6	43	75
	2	7	3.1	80	100
	3	6	3.7	100	69
2	1	7	1.2	41	40
	2	6	2.9	100	100
	3	5	2.8	96	94
Листья в воде, на свету					
1	1	8	0.8	32	40
	2	7	2.5	100	82
	3	6	2.1	84	100
2	1	5	0.7	25	53
	2	4	2.8	100	100
	3	3	2.5	90	58
3	1	7	0.8	36	64
	2	6	2.2	100	100
	3	5	2.1	95	67

Обращает на себя внимание сильное варьирование устойчивости листьев и целых растений традесканции к дефициту света и влаги. По нашим наблюдениям, помимо возрастного состояния побегов, устойчивость зависит от условий их выращивания до опыта, определяющих их морфологические и анатомические особенности. Так, с увеличением интенсивности света листья могут приобретать ксероморфную структуру, в частности у них возрастает толщина кутикулы.

Показана возможность длительной жизни листьев и целых растений традесканции в темноте (до 4—6 мес) и при высушивании на воздухе (до 4 мес и более). Однако эти величины, очевидно, не являются предельными. При подборе побегов оптимальной структуры и оптимизации условий среды можно было бы еще более продлить жизнь растений и их органов в темноте и при засухе.

Мы установили, что длительность жизни листьев разных ярусов побега, отделенных от стебля, выражается одновершинной кривой. Восходящая ветвь ее соответствует росту и дифференцировке листьев, нисходящая — их старению. Такого рода кривые получены в широком диапазоне освещенности (от полной темноты до оптимального для роста освещения) и влажности (от засухи до избыточного увлажнения). Это, очевидно, позволяет использовать ряды листьев, отделенных от стебля, для количественной оценки их возрастных изменений по устойчивости к некоторым экологическим факторам.

У листьев, не отделенных от стебля, возрастные кривые в одних случаях были также одновершинными, в других — максимум длительности жизни отмечался у самых верхних, еще не вполне выросших листьев. Более долгую жизнь самого верхнего листа при сохранении его связи со стеблем мы наблюдали тогда, когда удаляли все остальные листья (не считая зачаточных). Следовательно, сохранение связи со стеблем может в той или иной степени маскировать возрастное состояние еще растущих листьев, повышая их устойчивость.

При наличии достаточно четких градиентов длительности жизни листьев разных ярусов надо отметить и их частые локальные нарушения. Вследствие этого не всегда сохраняется соответствие между длительностью жизни листа и его ярусом (положением на стебле) как в природе, так и в опыте.

Наряду с градиентами длительности жизни у листьев разных ярусов побега мы наблюдали их и в пределах листа. Обычно у традесканции быстрее стареет и отмирает его верхушка (как на воздухе, так и в воде). Однако у самых верхних, еще не вполне выросших листьев при отделении их от стебля и погружении в воду всегда наблюдалось более раннее старение их базальной части. Это следует объяснить тем, что нижняя часть листа моложе, а у еще не закончившего рост листа ее ткани слабее дифференцированы, чем в его верхней части.

В заключение хотелось бы обратить внимание на возможность применения полученных данных для экологической характеристики традесканции. Показана способность ее к длительной жизни в условиях полного затенения и засухи (без сильного перегрева). Существенно, что устойчивость растений достигается не путем перехода в состояние покоя, а при сохранении жизнедеятельности и продолжении (хотя и ослабленного) роста. Согласно полученным данным, при оценке теневыносливости и засухоустойчивости традесканции надо учитывать их изменения в зависимости от яруса (возраста) листьев и метамеров побега, а также от условий выращивания растений.

Выводы

1. Показана значительная устойчивость листьев и целых растений традесканции к дефициту света и влаги. Так, при температуре 18—22° зрелые листья верхних ярусов побега жили в темноте до 4—5 мес, а стебли еще дольше, сохраняя способность к росту и вегетативному возобновлению. Столь же высокую устойчивость обнаружили листья и стебли, высыхавшие на воздухе при 20—24°.

2. Устойчивость листьев и метамеров побега к дефициту света и влаги возрастает по мере их роста и снижается при старении. Уменьшение устойчивости выявляется задолго до появления внешних признаков их старения.

3. Длительность жизни листьев разных ярусов, отделенных от стебля, выражается одновершинной кривой, восходящая ветвь которой соответствует

их росту, а нисходящая — старению. Эта зависимость проявляется и у листьев, не отделенных от стебля, в фазе их старения, в фазе же роста она обычно не отмечается, так как при сохранении связи со стеблем длительность их жизни при дефиците света и влаги, как правило, резко возрастает.

4. Полученные данные для листьев, отделенных от стебля, позволяют использовать изменения их устойчивости в зависимости от яруса побега как один из количественных показателей возрастных изменений.

Благодарю А. Е. Васильева и Ю. В. Гамалея за ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 191 с. — *Кулаева О. Н.* Цитокинины, их структура и функция. М.: Наука, 1973. 264 с. — *Леопольд А.* Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 494 с. — *Мокроносов А. Т.* Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 235—250. — *Мокроносов А. Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. — 42-е Тимирязевское чтение. XLII. М.: Наука, 1983. 63 с. — *Vickery H. B., Pucher G. W., Leavenworth C. S., Wakeman A. J.* Chemical investigations of the tobacco plant. V. Chemical changes during growth. — The Conn. Agr. Expt. Sta. (New Haven) Bul., 1935, vol. 374, p. 557—608. — *Vickery H. B., Pucher G. W., Wakeman A. J., Leavenworth C. S.* Chemical investigations of the tobacco plant. VI. Chemical changes in light and darkness. — The Conn. Agr. Expt. Sta. (New Haven) Bul., 1937, vol. 399, p. 757—828.

Ленинград. Получено 16 IX 1985.

УДК 581.1 : 582 : 582.579.2 Бот. журн., т. 71, № 3

В. С. Шнеер

СЕРОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ *IRIDACEAE*. О РОДСТВЕ РОДОВ *CROCUS* И *ROMULEA* И ТРИБЫ *IHIEAE* S. STR.

V. S. SHNEYER. SEROLOGICAL STUDIES IN THE FAMILY *IRIDACEAE*. ON THE AFFINITY OF THE GENERA *CROCUS* AND *ROMULEA* AND THE TRIBE *IXIEAE* S. STR.

Иммунохимическое исследование запасных солерастворимых белков семян видов из родов *Crocus*, *Romulea*, *Gladiolus*, *Chasmanthe*, *Anomatheca* и других касатиковых с помощью истощенных антисывороток подтверждает наличие близкого родства между родами *Crocus* и *Romulea* и справедливость сближения этих родов с трибой *Ixieae* s. str.

В системе G. Bentham и J. D. Hooker (1883) сем. *Iridaceae* разделено на 3 трибы — *Moraeeae*, *Sisyrinchieae* и *Ixieae*. Триба *Sisyrinchieae* включает 4 подтрибы, к одной из которых — *Croceae* — принадлежат 4 рода — *Crocus*, *Romulea*, *Siringodea*, *Galaxia* — весьма специализированные небольшие растения с редуцированными соцветиями, подземно расположенной завязью и актиноморфными цветками. В системе F. Pax (1888) эти 4 рода выделены в отдельное подсем. *Crocoideae*, в системе J. Hutchinson (1934) — в самостоятельную трибу *Croceae*. G. J. Lewis (1954) присоединила род *Galaxia* к трибе *Irideae*. Правильность такого переноса подтвердили кариологические (Goldblatt, 1971) и палинологические (Erdtman, 1966; Schulze, 1971) данные. Остальные 3 рода Lewis предложила отнести к трибе *Ixieae*, основываясь главным образом на строении клубнелуковицы и считая отличительным признаком трибы наличие сидячих цветков с долгоживущим околоцветником, имеющим трубку. Но, кроме общих признаков, у родов *Crocus*, *Romulea*, *Siringodea* и представителей *Ixieae* s. str. есть и различия. Все иксиевые произрастают в Африке и на Мадагаскаре (за исключением рода *Gladiolus*, который также встречается в Евразии). *Siringodea* — также африканский род; *Romulea* встречается в Африке и в Средизем-

номорье; *Crocus* — в Средиземноморье, на Ближнем и Среднем Востоке, а в Африке его нет. У *Ixieae* s. str. и *Romulea* пыльца однобороздная, но различается по скульптуре экзины, у *Crocus* и *Siringodea* — безапертурная или спирально-бороздная (Erdtman, 1966; Schulze, 1971). W. Schulze (1971) счел возможным разделить подсем. *Ixioideae* на 3 трибы — *Ixieae*, *Romuleae* (монотипную) и *Croceae* с 2 родами — *Crocus* и *Siringodea*. P. Goldblatt (1971) включил все 3 рода — *Crocus*, *Romulea* и *Siringodea* — в подтрибу *Crociineae* трибы *Ixieae*, но отметил кариологическую гетерогенность этой группы: тогда как у всех *Ixieae* s. str. и у видов *Romulea* — мелкие хромосомы, в родах *Crocus* и *Siringodea* встречаются как мелкие, так и крупные, а крупные хромосомы характерны для трибы *Irideae*. Хотя Goldblatt предполагает, что род *Romulea* может быть связующим звеном между родом *Crocus* и иксиевыми, он указывает, что вопрос о родстве рода *Crocus* с родом *Romulea* и его связи с иксиевыми пока не может считаться окончательно решенным (тем более что ни Lewis, ни Goldblatt, исследовавшие африканских представителей трибы *Ixieae* s. l., род *Crocus* не изучали). В настоящей работе произведена оценка степени родства этих групп растений между собой, а также с другими группами касатиковых на основе серологического сходства запасных солерастворимых белков семян.

Материалы и методы

Семена для исследования были получены через семенные лаборатории и сверены с образцами карпологической коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Белки экстрагировали из обезжиренной муки забуференным физиологическим раствором (pH 7.0) в течение ночи на холоде. Кроличьи антисыворотки получали, как описано ранее (Шнеер, 1983). Иммуноэлектрофорез проводили в агарозо-крахмальном геле по F. Škvařil (1961), истощение антисывороток — по J. P. Simon (1969). Были исследованы белки видов, принадлежащих к родам, следующим образом помещенным в системе Bentham и Hooker (1883).

Moraeeae: *Iris humilis* Georgi, *I. pseudacorus* L., *Belamcanda chinensis* (L.) DC., *Herbertia lahue* (Molina) Goldb., *Cypella herbertii* Hook.

Sisyrinchieae, *Croceae*: *Crocus flavus* Weston, *C. reticulatus* Stev. ex Adam, *Romulea bulbocodium* (L.) Seb. et Maur., *R. columnae* Seb. et Maur.

Eusisyrinchieae: *Sisyrinchium montanum* Greene, *Libertia formosa* Grah.

Aristeae: *Aristea ecklonii* Bak., *Pattersonia occidentalis* R. Br.

Ixieae: *Gladiolus imbricatus* L., *G. italicus* Mill, *Chasmanthe aethiopica* (L.) N. Br., *Anomatheca laxa* (Thunb.) Goldb.

Антисыворотки были получены на белки семян *Iris humilis*, *Sisyrinchium montanum*, *Aristea ecklonii*, *Crocus flavus*, *Chasmanthe aethiopica*. Истощение антисывороток проводили белками этих же видов.

Результаты исследования и обсуждение

Иммуноэлектрофорез с полными антисыворотками давал 3—8 полос преципитации в гомологичных реакциях и, за редким исключением, — 1—3 полосы в гетерологичных (речь идет только о межродовых реакциях). Эта картина не противоречила представлениям о близости родов *Crocus*, *Romulea* и иксиевых, но и не была достаточно определенной, чтобы считать, что она их подтверждает. Поэтому данные, полученные с полными антисыворотками, мы не приводим. Гораздо более наглядны и убедительны были результаты при использовании истощенных антисывороток. При истощении к антисыворотке предварительно добавляют определенное количество белка какого-либо вида и инкубируют, таким образом избирательно удаляя компоненты, определяющие реакцию с этим белком. Этот прием, повышающий разрешающую способность метода, получил в последние годы большое распространение (Brunner, Fairbrothers 1979; Jutta, Kolbe, 1980; Тарлаковская, 1983; Klozová e. a., 1983).

Результаты исследования представлены в таблице. Так как использовали антисыворотки на белки видов из таксономически весьма отдаленных родов,

Иммунофоретическое исследование белков касатиковых истощенными антисыворотками

Род	Истощенные антисыворотки																
	Iris			*Sisyrinchium*				*Aristea*				*Crocus*				*Chasmanthe*		
	Sis	*Cro*	*Chas*	*Iri*	*Ari*	*Cro*	*Chas*	*Iri*	*Sis*	*Cro*	*Chas*	*Iri*	*Sis*	*Ari*	*Chas*	*Iri*	*Sis*	*Cro*
Iris	**++**$_2$	**++**$_2$	**++**$_2$	К	+	++	++	К	++	++	++	К	0	0	0	К	+	0
Belamcanda	++$_2$	++$_2$	++$_2$	0	—	+	++	0	—	—	—	0	0	—	0	0	+	0
Herbertia	0	+	++	0	—	++	++	0	+	0	+	+	+	0	0	+	+	0
Cypella	+	—	++	0	—	+	+	0	0	+	++	0	0	—	0	0	+	0
Sisyrinchium	К	+	+	**++**$_3$	**++**	**++**$_4$	**++**$_3$	0	К	+	+	0	К	0	0	0	К	0
Libertia	0	++	+	+	++	++$_2$	++$_2$	+	+	++	+	0	0	0	0	+	+	0
Aristea	0	++	+	+	К	++	++	**++**	**++**	**++**	**++**	++	++	К	0	++	++	0
Pattersonia	+	+	++	+	0	++	++	++	+	++	++	++	++	+	0	++	++	—
Crocus	0	К	0	0	0	К	0	++	++	К	++	**++**$_2$	**++**$_2$	**++**$_2$	**++**$_2$	++$_2$	++$_2$	К
Romulea	0	0	0	0	—	0	0	—	—	—	—	++$_2$	++$_2$	—	++	++	++	0
Chasmanthe	0	0	К	0	0	+	К	+	++	0	К	++	++	++	К	**++**$_2$	**++**$_2$	**++**
Gladiolus	0	0	0	0	—	0	0	++	++	0	+	++	++	++	0	++$_2$	++$_2$	++
Anomatheca	0	0	0	0	—	0	0	—	++	0	+	++	++	—	0	++	++	++

Примечание. Сокращены названия родов, белками семян которых проводилось истощение антисывороток; ++ — сильная реакция, цифра обозначает число полос преципитации, если их более одной (жирным шрифтом выделены результаты реакций белков с гомологичными истощенными антисыворотками); + — слабая реакция; 0 — отсутствие реакции; К — контроль на отсутствие реакции с белком, использованным для истощения антисыворотки; минус — вариант не исследовался.

и белки видов одного рода реагировали с ними примерно одинаково, то результаты даны в усредненном виде — обозначен только род.

Как следует из таблицы, истощение антисыворотки *Crocus* белками других касатиковых, в том числе *Chasmanthe* (представитель *Ixieae* s. str.), мало влияет на реакцию с белком *Romulea*, не уменьшает ни число полос, ни их интенсивность, а истощение белком *Crocus* других антисывороток, в том числе антисыворотки *Chasmanthe*, полностью снимает реакцию этих антисывороток с белком *Romulea*. Реакции белков *Crocus* и *Romulea* со всеми истощенными антисыворотками одинаковы. Обнаруженный высокий уровень серологического сходства белков *Crocus* и *Romulea* говорит об их более близком родстве друг с другом, чем с какими-либо другими исследованными здесь родами касатиковых.

Столь же определенно истощенные антисыворотки выявляют связь между *Crocus*, *Romulea* и представителями *Ixieae* s. str. Истощение антисывороток *Chasmanthe* и *Crocus* белками представителей других групп касатиковых — *Iris*, *Sisyrinchium*, *Aristea* — лишь в незначительной степени ослабляет реакции между крокусовыми и иксиевыми. Белки *Chasmanthe* весьма полно истощают антисыворотку *Crocus* — остается реакция только с белком *Romulea*, а белки *Crocus* истощают антисыворотку *Chasmanthe* так, что остаются реакции только с белками иксиевых. Наконец, с истощенными антисыворотками *Iris*, *Sisyrinchium* и *Aristea* белки иксиевых и крокусовых реагируют сходным образом. Итак, серологический метод подтверждает родство крокусовых (к сожалению, мы не имели возможности исследовать род *Siringodea*) и иксиевых и их удаленность от ирисовых, сизюринхиевых и аристеевых.

Реакции белков представителей *Ixieae* s. str. с антисывороткой *Crocus*, истощенной белком *Chasmanthe* (остается реакция только с белком *Romulea*), и антисывороткой *Chasmanthe*, истощенной белком *Crocus* (остается реакция только с белками *Gladiolus* и *Anomatheca*), свидетельствуют о том, что белки семян *Crocus* и *Romulea* более сходны между собой, чем с белками других *Ixieae*.

Три исследованных рода — *Chasmanthe*, *Gladiolus* и *Anomatheca* — представляют все три трибы, на которые разделены иксиевые у Hutchinson (1934), и 3 из 9 подтриб, выделенных Goldblatt (1971). Таким образом, иммунохимические данные скорее подкрепляют точку зрения Goldblatt (1971), отнесшего *Crocus* и *Romulea* к одной подтрибе *Crociineae*, чем Schulze (1971), поместившего их в разные трибы.

Из таблицы следует, что белок *Aristea* имеет общие серологические детерминанты с белками ирисовых и сизюринхиевых, отсутствующие в белках крокусовых и иксиевых (истощение антисывороток *Iris* и *Sisyrinchium* белками *Crocus* и *Chasmanthe* незначительно ослабляет реакции белка *Aristea* с этими антисыворотками). С другой стороны, в белке *Aristea* есть и общие детерминанты с белками крокусовых и иксиевых, отсутствующие в белках ирисовых и сизюринхиевых (истощение антисывороток *Crocus* и *Chasmanthe* белками *Iris* и *Sisyrinchium* слабо влияет на реакции белка *Aristea* с этими антисыворотками). По-видимому, это можно объяснить тем, что в белке *Aristea* сохранились детерминанты, свойственные белковым последовательностям группы, близкой к предковому типу. Можно предположить следующее: после отделения от предковой группы ветви, от которой возник род *Aristea*, произошло расхождение ветвей, в результате чего обособились две филы — ирисовые — сизюринхиевые и крокусовые — иксиевые. Это сопровождалось потерей или значительными изменениями части детерминант, присущих белкам предковой группы. Поскольку в каждой филе эти изменения были специфическими, легче прослеживается сходство с последовательностями, близкими к предковым, чем между современными представителями разных фил. Такое предположение подтверждается наличием у рода *Aristea* ряда примитивных, а у ирисовых, крокусовых, иксиевых — продвинутых признаков.

Итак, сравнительное иммунохимическое исследование родов, представляющих разные группы касатиковых, подтверждает наличие близкого родства между родами *Crocus* и *Romulea* и справедливость сближения этих родов с трибой *Ixieae* s. str.

ЛИТЕРАТУРА

Тарлаковская А. М. Место *Vicia ervilla* в трибе *Vicieae* (*Fabaceae*) по данным иммунохимического анализа белков семян. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 944—945. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 49—54. — *Bentham G., Hooker J. D. Irideae.* — In: Genera Plantarum, London, 1883, vol. 3, p. 681—710. — *Brunner F., Fairbrothers D. E.* Serological investigation of the *Corylaceae*. — Bul. Tor. Bot. Club, 1979, vol. 106, N 2, p. 97—103. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. N. Y.—London, 1966. 553 p. — *Goldblatt P.* Cytological and morphological studies in the southern african *Iridaceae*. — J. South. Afr. Bot., 1971, vol. 37, N 4, p. 317—460. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Vol. 2. London, 1934. 243 p. — *Jutta J., Kolbe K.-P.* The systematic position of the «Theales» from the viewpoint of serology. — Biochem. Syst. Ecol., 1980, vol. 8, N 3, p. 241—248. — *Klozová E., Turková V., Smartt J. e. a.* Immunochemical characterization of seed proteins of some species of the genus *Arachis L.* — Biol. Plantarum, 1983, vol. 25, N 3, p. 201—208. — *Lewis G. J.* Some aspects of the morphology, phylogeny and taxonomy of the South African *Iridaceae.* — An. South. Afr. Mus., 1954, vol. 40, N 1, p. 15—113. — *Pax F. Iridaceae.* — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 2, Abt. 5. Leipzig, 1888, p. 137—157. — *Schulze W.* Beiträge zur Pollenmorphologie der *Iridaceae* und ihre Bedeutung für die Taxonomie. — Fed. Repert., 1971, Bd 82, N 2, S. 101—124. — *Simon J. P.* Serological studies in *Medicago*, *Melilotus*, *Trigonella* and certain other genera of the *Leguminosae*. I. Quantitative precipitation tests and immunodiffusion techniques. — Bot. Gaz., 1969, vol. 130, N 2, p. 127—141. — *Škvařil F.* Micromodificacea immunoelectrophoresy. — Chem. Listy, 1961, vol. 9, N 7, p. 1069—1080.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 II 1985.

УДК 582.751.2

Бот. журн., т. 71, № 3

Д. Ю. Цыренова

GERANIUM SUBUMBELLIFORME И ЕГО ОТНОШЕНИЕ К *G. ERIANTHUM* (*GERANIACEAE*)

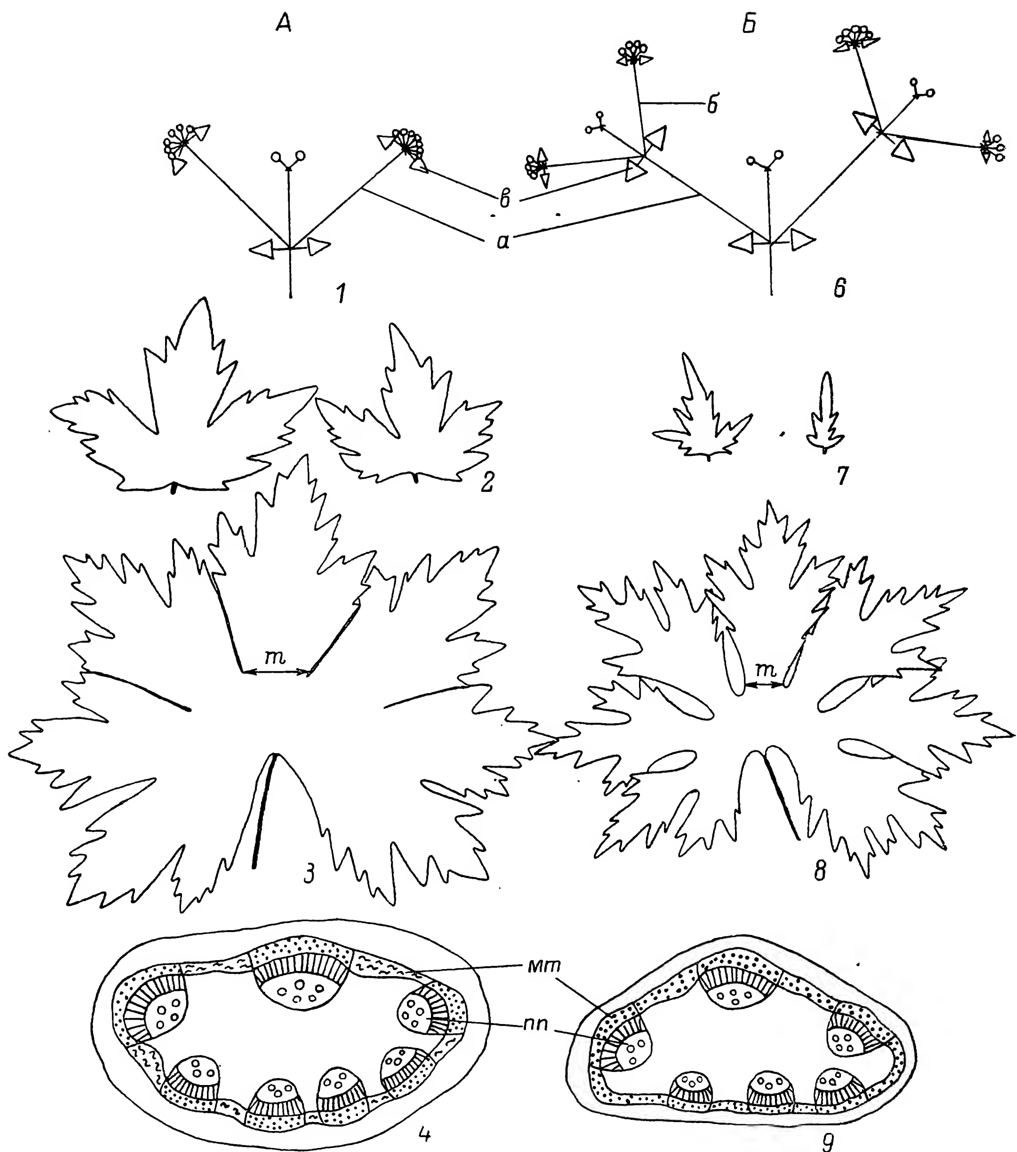
D. Ju. TSYRENOVA. *GERANIUM SUBUMBELLIFORME* AND ITS RELATION TO *G. ERIANTHUM* (*GERANIACEAE*)

Восстановлен в ранге самостоятельного вида *G. subumbelliforme*. Рассматриваются признаки, свойственные этому виду, в сравнении с близким к нему видом *G. erianthum*.

G. subumbelliforme R. Knuth был описан R. Knuth (1912) из Японии. Этот вид близок к *G. erianthum* DC., однако хорошо отличается от него, как пишет автор, коротким зонтиковидным соцветием. Но впоследствии видовая самостоятельность *G. subumbelliforme* не признавалась (Nakai, 1912; Ohwi, 1965). T. Nakai (1912) считал его мелкой формой *G. erianthum*.

В результате обработки гербарного материала по виду *G. erianthum*, хранящегося в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), а также личных сборов с Курильских островов мы выявили растения, которые по своим признакам бесспорно принадлежат к *G. subumbelliforme*.

Рассмотрим кратко признаки, свойственные *G. subumbelliforme* и отличающие его от *G. erianthum*. Как было отмечено выше, прежде всего это характер соцветия. У *G. subumbelliforme* соцветие представляет собой простой дихазий с хорошо выраженными цветоносами первого порядка, которые в свою очередь несут зонтики, состоящие из 5—7 цветков (см. рисунок, *А*, *1*), причем у него хорошо развиты прицветные листья (*А*, *2*). Такой характер соцветия у этого вида сохраняется и при плодоношении. Следовательно, для *G. subumbelliforme* характерно соцветие простой дихазий в отличие от *G. erianthum*, у которого соцветие обычно имеет форму сложного дихазия с хорошо выраженными цветоносами первого и второго порядков, и последние несут зонтики из 3—5 цветков (а не из 5—7) (см. рисунок, *Б*, *6*). Прицветные листья у него значительно менее развиты (*Б*, *7*).



Морфолого-анатомические особенности *Geranium subumbelliforme* (*А*) и *G. erianthum* (*Б*).

1, 6 — схема соцветия; 2, 7 — прицветные листья; 3, 8 — нижний стеблевой лист; 4, 9 — схема поперечного разреза черешка; *а* — цветонос первого, *б* — второго порядков; *в* — прицветный лист; *т* — ширина основания доли листа, *пп* — проводящий пучок, *мт* — механическая ткань.

Рассматриваемые виды различаются и по листьям (хотя у обоих видов они 5—7-раздельные). У *G. subumbelliforme* нижние стеблевые листья по сравнению с *G. erianthum* менее изрезаны, до $^2/_3$—$^3/_5$; доли листа у него короткие, широкие, ширина их основания равна 1.5—2 см, тупозубчатые, они тесно, почти без просвета прилегают друг к другу (см. рисунок, *А*, *3*). У *G. erianthum* листья изрезаны более глубоко, до $^3/_4$—$^6/_7$; доли же листа более вытянуты и более узкие, их основание до 1 см шир., острозубчатые, налегают друг на друга только средними широкими частями, оставляя при этом просветы между своими основаниями (*Б*, *8*).

Различия между *G. subumbelliforme* и *G. erianthum* обнаруживаются и в анатомическом строении черешков, а именно в характере перициклического кольца склеренхимы, окружающей проводящие пучки (см. рисунок, *А*, *4*, *Б*, *9*). Оказалось, что у *G. subumbelliforme* это кольцо неоднородное: клетки склеренхимы, располагающиеся над флоэмой пучков, значительно мельче и их оболочки более

сильно утолщены, чем клетки между пучками, а у *G. erianthum* кольцо механической ткани однородное.

Таким образом, *G. subumbelliforme* достаточно четко обособлен от близкого к нему вида *G. erianthum*, о чем свидетельствуют не только морфологические, но и анатомические данные. Следует признать, что Knuth (1912) был прав, отделяя этот вид от *G. erianthum*, и его самостоятельность необходимо восстановить.

По нашим данным, основанным на анализе гербарного материала БИНа и сборов на Курильских островах, *G. subumbelliforme* произрастает в Японии, на Курильских и Командорских островах, в то время как ареал *G. erianthum* гораздо шире и он охватывает северо-восток Евразии (Якутия, Арктика, Охотское побережье), низовья Амура, Сахалин, Камчатку, Командорские и Курильские острова, Японию и Северную Америку.

G. subumbelliforme R. Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 123. — *G. erianthum* auct., non DC.: Nakai, 1912, Bot. Mag., Tokyo, 26 : 257; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 578.

ЛИТЕРАТУРА

Knuth R. Geraniaceae Juss. — In: *Engler A.* Das Pflanzenreich, regni vegetabilis conspectus. Leipzig : Engelmann, 1912, Hf 53. 640 S. — *Nakai T. Geranium coreanum, japonicum et sachalinense.* — Bot. Mag., Tokyo, 1912, vol. 26, N 309, p. 251—266. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington : Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.

Ленинградский государственный педагогический институт им. А. И. Герцена.

Получено 30 V 1985.

УДК (577.95+581.412) : 582.734 Бот. журн., т. 71, № 3

Г. Л. Антропова

ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА *NOVOSIEVERSIA GLACIALIS* (*ROSACEAE*)

G. L. ANTROPOVA. ONTOGENY AND THE LIFE FORM OF *NOVOSIEVERSIA GLACIALIS* (*ROSACEAE*)

В течение онтогенеза *Novosieversia glacialis* происходит нарастание системы первичного побега, сохраняется моноподиальное ветвление. Базальные части растения погружаются в почву, формируя эпигеогенное корневище. Стареющие части корневища к концу онтогенеза разрушаются, отдельные части биоморфы продолжают существовать самостоятельно. Анализ онтогенеза показал, что *N. glacialis* занимает промежуточное положение в системе жизненных форм растений между подушковидными растениями и корневищными травянистыми многолетниками.

Новосиверсия ледяная *N. glacialis* (Adam) F. Bolle — голарктический вид. Ареал охватывает арктическую Сибирь, Чукотку, Западную Сибирь (Приобье), Восточную Сибирь (водораздел Колымы и Лены), Даурию, Камчатку, бассейн р. Анадырь, а также территорию Северной Америки (Юзепчук, 1941). В пределах изучаемого региона распространена во всех флористических районах, исключая Прибрежно-Охотский и Гижигинский (Хохряков, 1976, 1982).

N. glacialis неоднократно привлекал к себе внимание исследователей. Это обусловлено, во-первых, тем, что он освоил огромную территорию, отличающуюся крайне неблагоприятной климатической обстановкой, закрепился в условиях арктических пустынь, где другие виды подобной формы роста отсутствуют. Во-вторых, он обладает набором специфических черт, присущих разным жизненным формам — кустарничкам, подушкам, травянистым многолетникам, но не может быть отнесен ни к одной из них, в чем и заключается своеобразие его биоморфы. Различным аспектам биологии *N. glacialis* посвящена работа Б. А. Тихомирова и Г. И. Галазия (1952), в которой разработана методика

определения возраста и продолжительности жизни, определен температурный режим различных частей растения. В другой работе Тихомирова (1963) освещены вопросы биологического значения опушения плодов, а также способность к вегетативному размножению с помощью укороченных корневищ, затрагиваются проблемы возможного перехода древесных форм роста в травянистые. По мнению Тихомирова, в условиях Арктики переход от древесной формы к травянистой осуществляется через своеобразные биоморфы, сходные с полукустарничками аридных областей, типа *Sieversia glacialis* (Adam.) R. Br. (=*Novosieversia glacialis*), *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht.

Вышесказанное привело нас к необходимости проследить онтогенез *Novosieversia glacialis* и на основе его анализа уточнить жизненную форму и положение в системе жизненных форм растений.

Материал собран в нескольких пунктах Магаданской обл. в течение полевых сезонов 1978, 1980 и 1981 годов, в Сусуманском (устье р. Урультун), Северо-Эвенском (верховье р. Омолон), Ольском (верховье р. Буюнды), Хасынском (верховье р. Ола) и Тенькинском (верховье р. Детрин) районах.

Ниже дается описание онтогенеза *N. glacialis* с южных пределов его ареала в Хасынском р-не (верховье р. Ола — Ольское базальтовое плато). Популяция занимает площадь 20 м² среди каменистых россыпей и щебенки на платообразной вершине г. Ледяной (660 м над ур. м.). Климатический режим данного местообитания суров — резко континентальный, с низкими температурами в зимний период, с большими перепадами сезонных и суточных температур, с коротким сроком вегетации. Постоянно дующие здесь ветры сдувают снег с оголенной вершины, поэтому глубина его покрова незначительна, что создает дефицит влаги. Других видов здесь мало, лишь изредка встречаются отдельные экземпляры *Potentilla nivea* L., низкорослые кустики *Cassiope ericoides* (Pall.) D. Don., ниже по склону растет *Dryas punctata* Yuz. В пределах юга Колымского нагорья более предпочтительными местообитаниями новосиверсии ледяной являются дренированные, хорошо увлажненные, достаточно густо задернованные приручьевые склоны. Однако на большей части территории Северо-Востока условия произрастания *N. glacialis* более близки к тем, которые указаны для Ольского плато и являются для нее типичными. При описании онтогенеза использована классификация побегов и терминология, предложенные М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1977) и Мазуренко (1982) для кустарниковых и кустарничковых форм с учетом специфики нарастания систем побегов изучаемой биоморфы.

У *N. glacialis* выделены следующие типы побегов и их систем. Первичный побег (ПП) — основа всей многолетней системы побегов, включая погружающиеся части. Побеги ветвления (ПВ) возникают из зимующих почек на прошлогоднем побеге и могут быть: а) долго нарастающими — от 5 лет до нескольких десятков, выполняют как ассимиляционную, так и скелетную функции; б) быстро отмирающими — не более 5—7 лет; в) эфемерными — только однолетними. Два последних типа — преимущественно ослабленные побеги, несущие в основном ассимиляционную функцию, в отмершем состоянии не опадают, а остаются в кусте, защищая живые побеги. Побеги дополнения (ПД) подобны побегам ветвления, но возникают из покоящихся (от 1 до 5—8 лет) почек как на надземных, так и на подземных частях побегов. Перечисленные типы побегов могут формировать свои системы. Так, система первичного побега (СПП) — это первичный побег, несущий всю систему разных типов побегов нескольких лет. Система побегов ветвления (СПВ) — многолетние побеги ветвления со всеми развивающимися на них дочерними побегами. Систему побегов дополнения *N. glacialis*, как правило, не образует. Склетные оси (СО) — многолетние ПВ с надземными розетками, в совокупности образующие подушки. Погруженные части ПП и ПВ с почками возобновления, системой придаточных корней, выполняющих функцию подземной скелетной основы, можно интерпретировать и как подземное эпигеогенное корневище.

В работе использована методика И. Г. Серебрякова (1964), т. е. учитывали возрастные состояния растений, делали схемы, рисунки, замеры линейных параметров надземных и подземных органов как на живом, так и на фиксированном и гербарном материалах.

Новосиверсия ледяная в онтогенезе проходит 4 фазы: 1 — нарастания ПП, 2 — развития системы ПП, 3 — куртины, 4 — клона. Они выделены как этапы качественного изменения систем надземных побегов, их усложнения и по состоянию подземной сферы — сроков развития придаточных корней или разрушению отдельных элементов подземных органов. Переход от одной фазы к другой не разграничен четко по годам, например вторая, начинающаяся с момента ветвления ПП, у разных экземпляров приходится на 5-й, 10—15-й и даже на 25—30-е годы. То же можно сказать о четвертой фазе, которая может начинаться в 35—40 или около 100 лет, поэтому при выделении фаз онтогенеза их длительность не указывается, а обсуждается в тексте при описании каждой в отдельности.

1 ф а з а. Проростки встречаются исключительно редко, на мелкоземистых пятнах. Прорастание семян надземное. К концу вегетационного периода размер проростка 3—5 мм, с двумя овальными семядолями и одним-двумя ювенильными листочками размером до 1 см. Листовая пластинка гофрированная, слабо рассеченная по краю. Корень неразветвленный, длиной 5—7 см. В течение нескольких лет ПП моноподиально нарастает, годичные приросты — по 1—1.5 мм. Размер листа постепенно увеличивается и к 5 годам вместе с черешком составляет 2—3 см. Черешки переходят в сильно расширенные основания, которые полностью охватывают стебель. Форма листа усложняется и к 5 годам становится, как у взрослых растений, непарно-перистосложной, рассеченной до средней жилки. Листья, черешки, молодые стебли опушены довольно длинными волосками — 1.5—2.5 мм дл. ПП розеточной структуры, узлы сближены, в розетке к 5 году образуются 4—5 листьев, причем пятый к концу вегетационного периода полностью не развернут. Отмершие листья остаются на побеге, со временем обламываются, однако основания листьев сохраняются долго, плотно опутывая стебель, предохраняя его и почки возобновления от воздействия низких температур.

Вследствие перемещения ветром мелкой дресвы и щебенки основания ПП засыпаются и в этой части на 4—6-й годы образуются придаточные корни (рис. 1, *А*), которые выполняют двоякую функцию — обеспечивают растение питанием и, притягивая ПП к субстрату, способствуют его постепенному погружению. В пазухах листьев формируются почки, часть которых развертывается в ПВ, другие, после покоя, — в ПД, остальные (их большинство) длительное время остаются на побеге, погружаясь вместе с ним в почву. Когда основания листьев отгнивают и разрушаются, то на оголившихся частях стебля видны многочисленные почки, которые часто отмирают вместе с ним (рис. 1, *Б* и 2). Такой погружающийся стебель, образованный укороченными годичными побегами, морфологически соответствует эпигеогенному корневищу многолетних травянистых растений.

2 ф а з а. Первое ветвление ПП происходит иногда уже на 5-год, бывает на 10—15-й годы или даже в 25—30 лет. Ветвление моноподиальное, ПВ образуются из пазушных почек, одновременно с нарастающим ПП. При первичном ветвлении обычно возникает один ПВ, который, так же как и ПП, длительно нарастает, образуя короткие годичные побеги (1—1.5 мм). К 15 годам они и у ПП, и у ПВ становятся длиннее (2—2.5 мм). На каждом развивается розетка с 5—7 листьями, самый крупный лист достигает 7 см. ПП, выполняющий теперь также и функцию СО, не только постепенно удлиняется, но и увеличивается в диаметре. У взрослых многолетних экземпляров диаметр погруженной, оголенной СО — около 1 см (чаще 5—8 мм) и он более или менее одинаков по всей длине оси. Диаметр СО с сидящими на ней остатками листьев значительно больше, у молодых растений 2—3, у более старых — 4—6 см. Диаметр надземной розетки у многолетних экземпляров достигает 10 см и более. В розетке накапливаются частички почвы, слоевищ лишайников, отмершие побеги, листья, она уплотняется и по форме напоминает подушковидное растение.

К 15 годам происходит вторичное ветвление ПП у экземпляров, первое ветвление которых было в 5 лет, если же оно имело место в более позднее время, соответственно позже ПП ветвится вторично, но, как правило, это происходит спустя 8—10 лет. У отдельных индивидуумов нарастание ПП и 1—2 ПВ может идти в течение всей жизни до отмирания. На таких долго нарастающих

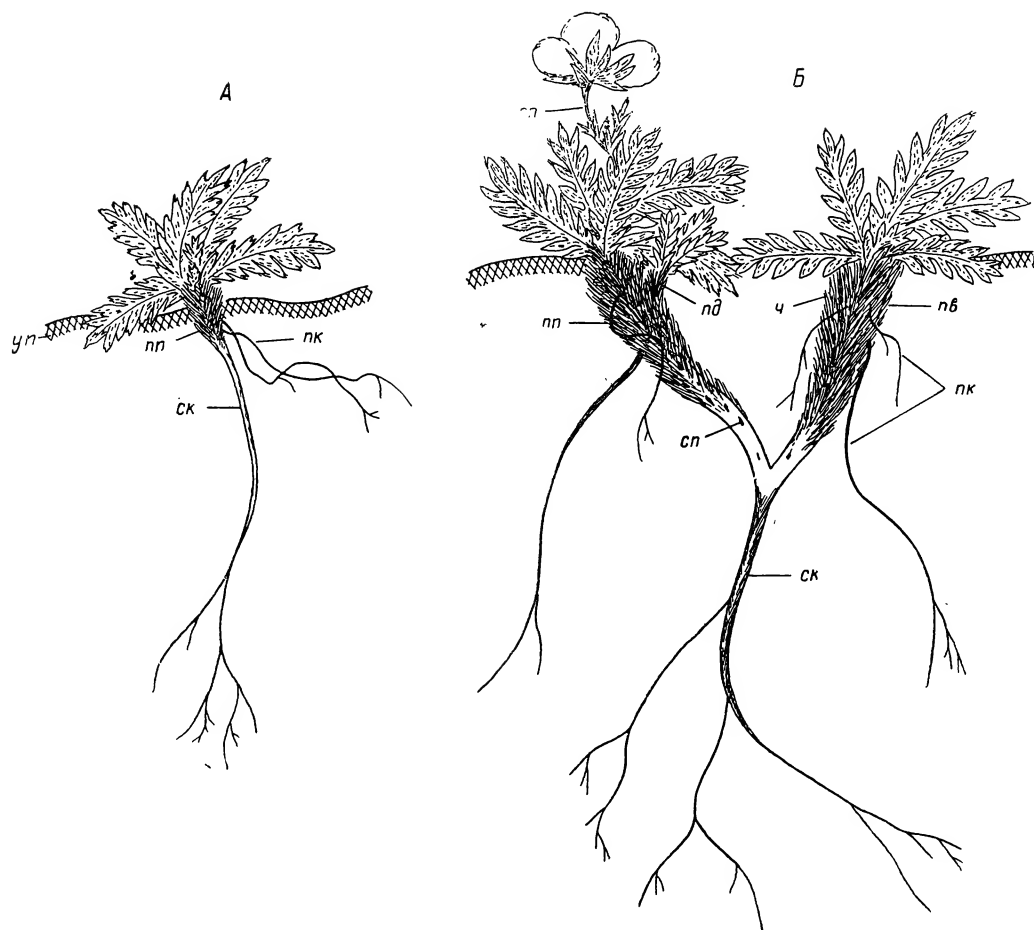


Рис. 1. *А* — нарастание, *Б* — формирование системы пп.

пп — первичный побег, *пв* — побеги ветвления, *пд* — побеги дополнения, *рп* — репродуктивный побег, *сп* — спящие почки, *ск* — стержневой корень, *пк* — придаточные корни. *ч* — остатки черешков листьев, *уп* — уровень почвы.

СО могут формироваться лишь быстроотмирающие и эфемерные ПВ и ПД. К 15—20 годам по-прежнему сохраняется стержневой корень, но образование придаточных корней становится более активным, они обычны уже на приростах 4—5 последних лет. Придаточные корни у *N. glacialis* двух типов. Одни достаточно большие (20—30 см), многолетние — И. С. Михайловская (1981) подобные корни называет вторичностержневыми, другие — тонкие, волосовидные, быстроотмирающие, их особенно много на 4— 8-летних приростах СО.

Над поверхностью почвы остаются годичные побеги 4—5 последних лет, т. е. менее 1 см длины стебля, остальная его часть вертикально заглублена в этом возрасте (15 лет) на 2.5 см.

3 ф а з а. С 25—30-летнего возраста или несколько позже ПВ возникают более или менее равномерно через 5—7 лет как на ПП, так и на ПВ, начинается формирование систем побегов: СПП и СПВ. ПВ развиваются из пазушных почек и растут под углом к материнскому побегу. Расположение их может быть разным. На одних экземплярах ПВ плотно прижаты друг к другу, образуя компактную куртину, по структуре близкую подушковидным формам. В этом случае большинство образовавшихся ПВ в течение нескольких лет нарастает, затем более ослабленные отмирают, но не обламываются, а остаются в куртине, способствуя еще большему ее уплотнению и выполняя роль «утеплителя» для оставшихся в живых побегов. Как правило, в такой СПВ до конца онтогенеза насчитывается не более 3—4 порядков побегов ветвления (рис. 3). У других экземпляров ПВ отходят от СО почти под прямым углом, после многолетнего нарастания

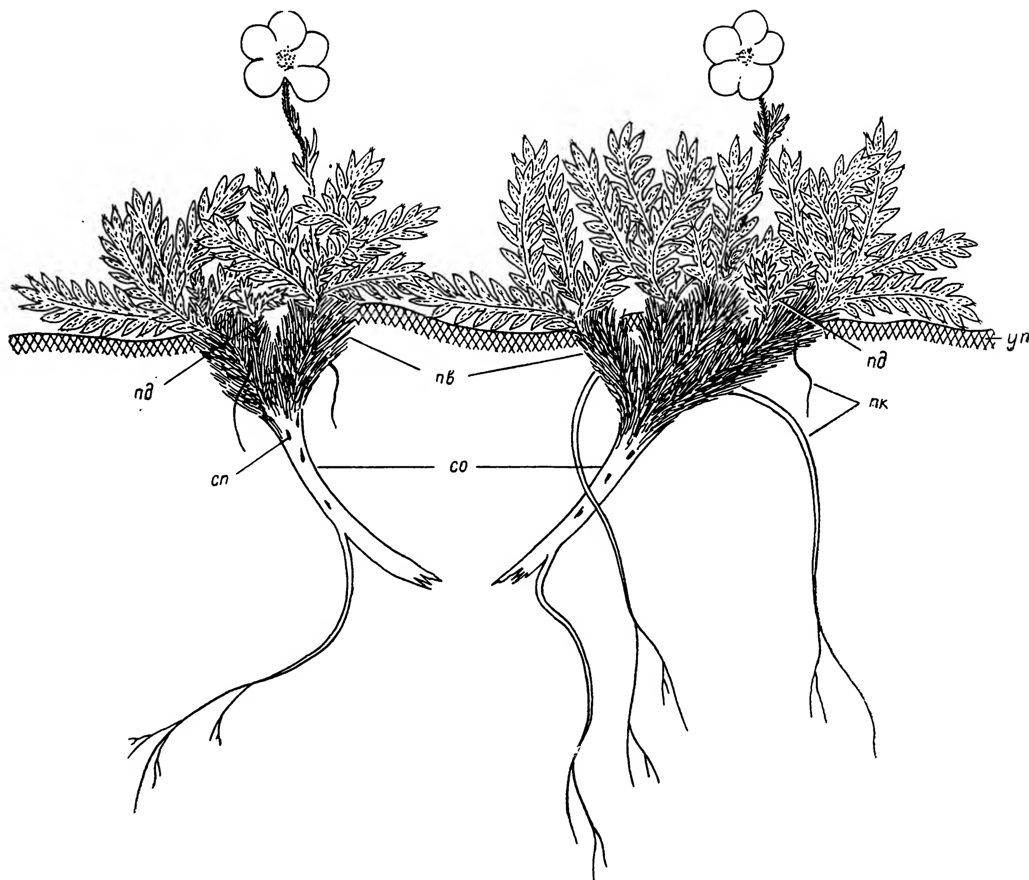


Рис. 2. Фаза клона.

со — скелетные оси. Здесь и на рис. 3 и 4 обозначения те же, что и на рис. 1.

такие ПВ, СПВ оказываются удаленными друг от друга и от СО на разные расстояния. Образуется рыхлая куртина, занимающая площадь от 0.5 до 1 м^2 и состоящая из нескольких разных по размеру и возрасту СПВ. Одни из составляющих куртину СПВ в своей надземной части имеют диаметр 25—30 см, у других, представленных одним неветвящимся ПВ, размер розетки 8—12 см в поперечнике (рис. 4). Стержневой корень к 35—40 годам отмирает. Отдельные СПВ куртины объединены внизу одним корневищем (погруженные СО), которое заглублено на 18—20 см. Молодые его части располагаются вертикально, старые — косо по отношению к поверхности почвы. На старых частях корневищ остатки листьев постепенно разлагаются, но их еще можно обнаружить на 30—40-летних годичных побегах, хотя при выкапывании они свободно отделяются от стебля. К молодым частям побегов листья прикреплены так крепко, что счистить их полностью, не повредив стебель, невозможно.

Зацветает новосиверсия ледяная довольно поздно — в 15—18 лет. Репродуктивные побеги развиваются из пазушных почек предыдущего года, они неразветвленные, несут 3—7 ассимилирующих листьев, уменьшающихся по размерам к верхушке побега. И цветонос, и листья обильно опушены. Цветок один, диаметр венчика 2.5—3.5 см. Высота побега 4—5, к моменту образования семян достигает 8—14 см.

Как на ПП, так и на ПВ в надземной и подземной, но близкой к поверхности частях достаточно часто появляются ПД из 3—8-летних почек. Одни из них эфемерные, другие нарастают 3—5 лет, их годичные приросты составляют 5—7 мм. ПД, развивающиеся из подземных почек, в первый же год пробиваются на поверхность и образуют розетку с 5—7 крупными листьями (4—5 см). Такие ПД могут на 2—3-й год формировать репродуктивный побег, но после цвете-

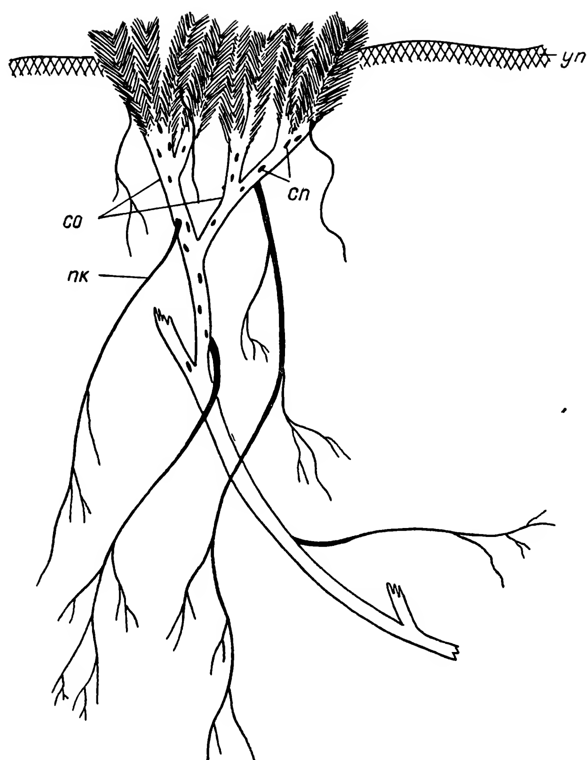


Рис. 3. Компактная куртина.

Рис. 4. Разросшаяся куртина.

ния отмирают полностью. К 30 годам годичные приросты ПП и ПВ увеличиваются до 3—4 мм. Над поверхностью почвы растения возвышаются на 2—3 см. В розетке развивается 13—15 листьев, на каждый миллиметр длины стебля приходится 3—4 листа.

4 ф а з а. После отмирания стержневого корня начинается постепенное разрушение базальной части корневища. Функцию питания выполняют придаточные корни, которые достаточно равномерно распределены по СО. На их старых частях сохраняются вторичностержневые корни, на молодых, кроме них, — множество мелких быстроотмирающих корней. Часто, но не всегда, отдельные СО (многолетние СПВ) теряют связь друг с другом вследствие разрушения их базальных частей, тогда они существуют самостоятельно. Распадение куртины обычно происходит в возрасте около 100 лет, но бывает и значительно раньше — 45—50 лет, образуется клон. Границы его, как правило, хорошо определены, так как возникающие партикулы расположены достаточно близко друг от друга.

Возраст клона установить невозможно, так как нельзя вычислить возраст его отгнившей части. Полностью отмерший клон в популяции не встречен, однако стареющие экземпляры с отдельными отмирающими или отмершими партикулами есть, предельный возраст сохранившейся части таких экземпляров определен в 120—130 лет. В отдельных случаях образование клона не происходит, СО сохраняют связь друг с другом и можно проследить весь жизненный цикл растения до полного отмирания. Системы побегов у таких экземпляров начинают отмирать с периферии, с более слабых ПВ и их систем. У отдельных СПВ последней отмирает основная СО, несущая на себе всю систему ПВ. Многолетние СО в конце онтогенеза образуют только эфемерные ПВ и ПД, но и они со временем перестают появляться и растение отмирает полностью. Предельный возраст таких куртин — 80—90 лет. Сенильные растения в популяции встречаются редко, в основном она представлена молодыми и средневозрастными.

Наблюдения за растениями в более благоприятных условиях показали, что нарастание систем побегов в онтогенезе происходит аналогично описанному выше, однако размеры растений и их отдельных частей могут значительно варьировать. На задернованном увлажненном склоне в устье р. Урультун куртины возвышаются над уровнем почвы до 6, иногда — до 8 см. Размер листьев достигает 7—8 см. СО располагаются параллельно поверхности склона на глубине 10—15 см, наибольшая длина СО у одного из самых крупных экземпляров — 48 см. Базальный участок ее был разрушен, приблизительный возраст сохранившейся части — 140—150 лет.

В течение всего онтогенеза *N. glacialis* происходит нарастание системы ПП, сохраняется моноподиальное ветвление. Базальные части стебля погружаются в почву, формируя эпигеогенное корневище. Вследствие последующего разрушения стареющих частей этого корневища к концу онтогенеза прослеживается тенденция к вегетативной подвижности, однако это нельзя считать полным переходом к активному передвижению по площади. Продвинутость такой системы подземных органов в сторону травянистости несомненна, о чем свидетельствует и активное формирование придаточной корневой системы. СО в надземной сфере развивают систему побегов, по структуре близкую подушковидной форме роста. В конце онтогенеза образуется клон с несколькими самостоятельно существующими партикулами.

Основные признаки, сближающие жизненную форму новосиверсии ледяной с подушковидной, заключаются в том, что она имеет небольшие годичные приросты, составляющие несколько миллиметров в год, плотное расположение побегов в случае их ветвления, предельно укороченные междоузлия, чрезвычайно близкое расположение листьев на побеге (на 2—3 мм длины — 10—15 листьев) и, кроме того, увеличенную плотность надземных подушковидных розеток за счет неопавших оснований листьев, которые сохраняются до 40 лет.

Но следует отметить, что куртины новосиверсии ледяной имеют значительные отличия от настоящих растений-подушек, что можно легко увидеть при их сравнительном анализе. Детальная характеристика подушковидных растений дана в работах W. Rauh (1939, 1940), И. В. Борисовой (1962) и Л. Б. Заугольновой (1974). Основные различия упомянутых форм роста касаются структуры

подземных органов: наличие корневищ у одних и отсутствие у других. В надземной сфере настоящие подушки имеют радиальное расположение СО, регулярное многократное ветвление побегов, слабое развитие главной оси, у новосиверсии ледяной СО располагаются асимметрично, ветвление не всегда регулярное, а часто и вообще слабо выражено, однако главная ось (ПП) в большинстве случаев сохраняется до конца жизненного цикла.

Подводя итог анализа онтогенеза *N. glacialis*, можно считать несомненным его промежуточное положение в системе жизненных форм растений. Обладая чертами растений подушковидных форм роста, а также признаками корневищных травянистых многолетников, он занимает место между настоящими подушковидными растениями и короткокорневищными травянистыми многолетниками.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова И. В. Биоморфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 336—345. — *Заугольнова Л. Б.* Связь возрастного спектра ценопопуляций с биологическими свойствами вида (на примере *Acantolimon diapensioides* Bge.). — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1974, с. 38—54. — *Мазуренко М. Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 183 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с. — *Михайловская И. С.* Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 141—160. — *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964, с. 146—205. — *Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 153 с. — *Тихомиров Б. А., Галазий Г. И.* Определение возраста сиверсии ледяной (*Sieversia glacialis* (Adam) R. Br.) и некоторые вопросы продолжительности жизни растений. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 3, с. 332—348. — *Хохряков А. П.* Материалы к флоре южной части Магаданской области. — В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 3—36. — *Хохряков А. П.* Семейство Розоцветные—Бобовые. — В кн.: Флора Магаданской области. Определитель споровых, голосеменных, однодольных и двудольных. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 3—26. — *Юзепчук С. В.* Семейство *Rosaceae* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 135. — *Rauh W.* Über polsterformigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. — Nova Acta Leopold., 1939, Bd 7, N 49, S. 267—508. — *Rauh W.* Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. — Bot. Arch., 1940, Bd 40, S. 289—462.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 18 V 1983.

УДК 582.998.2

Бот. журн., т. 71, № 3

Н. С. Ханджян

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ К РОДУ *ANACYCLUS* (*ASTERACEAE-ANTHEMIDEAE*)

N. S. KHANDJIAN. CRITICAL NOTES ON THE GENUS *ANACYCLUS* (*ASTERACEAE—ANTHEMIDEAE*)

Уточнены родовая принадлежность и ареал кавказского эндемика *Anacyclus ciliatus*. Вид произрастает только в Восточном Закавказье, где он встречается довольно редко и имеет узкую высотную и экологическую приуроченность.

Ареал небольшого рода *Anacyclus* L. (около 10 видов) охватывает Средиземноморскую флористическую область, с наибольшим видовым разнообразием в Северной Африке (Марокко). Только один вид *A. ciliatus* Trautv. приурочен к Закавказью, где его указывает ряд авторов (Липский, 1899; Гроссгейм, 1934, 1949; Софиева, 1961; Афанасьев, 1961). Английский ботаник C. J. Humphries (1979), подвергший род *Anacyclus* таксономической ревизии, основываясь

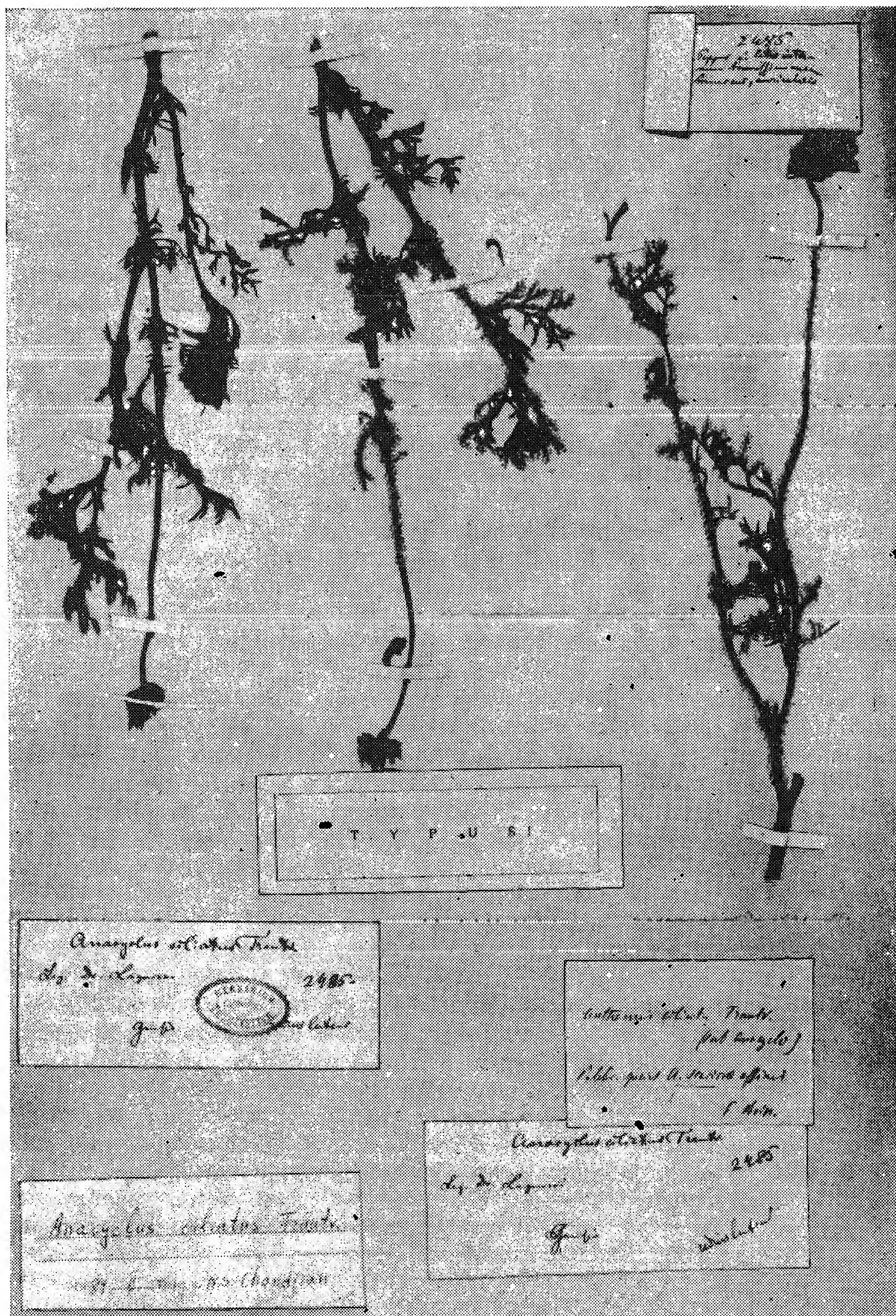


Рис. 1. *Anacyclus ciliatus* по экземпляру: Grusia, 2485, Lagowski (typus!).

на данных морфологического, ботанико-географического и филогенетического анализов, поместил *A. ciliatus* среди видов, исключенных им из состава данного рода. Он без специальных комментариев, следуя E. Boissier (1875), рассматривает его в границах рода *Anthemis* L.

A. ciliatus был описан Э. Р. Траутфеттером (Trautvetter, 1868) по сборам Лаговского с Кавказа. Этикетка типового экземпляра, хранящегося в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), следующая: «*Anacyclus ciliatus* Trautv., Grusia, leg. Dr. Lagowski, 2485». На этом же гербарном образце Boissier оставил следующую заметку: «*Anthemis ciliata* Trautv.

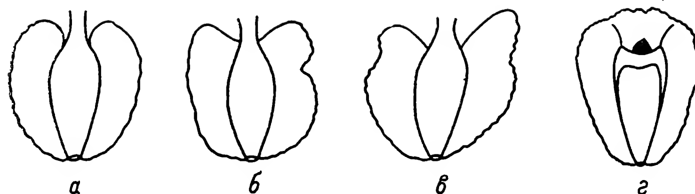


Рис. 2. Семянки *Anacyclus ciliatus* по экземпляру: Boz-dagh, 13 V 1940, A. A. Grossheim.
а—в — семянки язычковых цветков; *г* — семянка трубчатого цветка.

(sub Anacyclo), Mihi species, *A. scariosae* affini». Его же цитата во «Flora orientalis» (Boissier, 1875 : 312): «In Grusia, Caucasica, Lagowsky! (V. spec. in herb. cl. Trautv.)» свидетельствует о том, что Boissier под названием *Anthemis ciliata* (Trautv.) Boiss. имел в виду именно данный гербарный экземпляр (рис. 1). Изучение этого гербарного листа показало, что все 3 растения, представленные на нем, характеризуются разветвленными беловатыми стеблями, дважды-трижды перисторассеченными листьями, желтыми язычковыми цветками. Детальное изучение язычковых и трубчатых цветков выявило специфичное для рода *Anacyclus* строение завязи, окруженной по бокам светлой пленчатой каймой. К сожалению, типовые растения были собраны в фазе цветения и не имеют зрелых плодов, особенности строения которых (плоские, с обеих сторон с широкими прозрачными крыльями, наверху продолженными в округлые ушки) являются четкими диагностическими признаками рода *Anacyclus*. О морфологии плодов типовых растений можно судить только по едва сформированным, характерным для видов рода *Anacyclus* крылатым семянкам и надписи Траутфеттера, который на маленьком пакетике, содержащем разобранную цветочную корзинку, пишет: «Pappus ad latus citernum tenuissimus membranaceus, auricularis».

Таким образом, исследование типовых растений *A. ciliatus* выявило присущую видам рода *Anacyclus* форму завязи и убедило нас в том, что эти растения не могут быть отнесены к роду *Anthemis*, завязь и плод которого не имеют широких, прозрачных крыльев и характеризуются продольной ребристостью.

Изучение всего гербарного материала по виду *A. ciliatus*, хранящегося в Гербариях БИНа (LE) и ботанических учреждений Закавказья (ERE, TBI, BAK), выявило его полную идентичность с типовыми экземплярами. Исследованные нами образцы, особенно со зрелыми плодами, имеют семянки от слегка овальных до почти округлых (4 мм дл., 2.5—4 мм шир.), дорсивентрально сильно сжатые, окруженные широкими (0.75—1 мм), прозрачными крыльями, которые у наружных семянок наверху продолжены в ушки различной формы (рис. 2). По этому поводу следует упомянуть мнение В. И. Липского (Lipsky, 1894 : 310): «Boissier отнес его (*A. ciliatus*) к роду *Anthemis* вследствие того, что не имел зрелых семянок: между тем собранные мной экземпляры, где отчет-

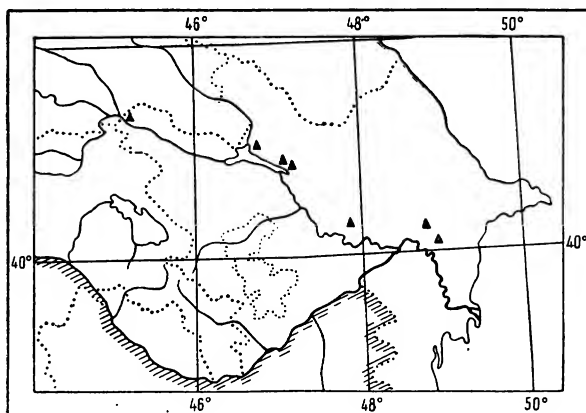


Рис. 3. Распространение *Anacyclus ciliatus*.

ливо видны характерные для *Anacyclus* семянки, . . . не оставляют сомнения, что Траутфеттер был более прав, отнесши этот вид к роду *Anacyclus*».

Следовательно, вывод о том, что *A. ciliatus* является представителем рода *Anthemis*, ошибочен.

Род *Anacyclus* на Кавказе представлен одним видом.

A. ciliatus Trautv. 1868, Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 2 : 461; Lipsky, 1894, Acta Horti Petropol. 13 : 271—362; Липский, 1899, Фл. Кавк. 4 : 347; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 121; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 454; Софиева, 1961, Фл. Азерб. 8 : 264; Афанасьев, 1961, Фл. СССР, 26 : 68. — *Anthemis ciliata* (Trautv.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 312.

Т у р u s: «Grusia, 2485, Lagowski» LE!

Эндемик Восточного Закавказья. Известен только из среднего и нижнего течения р. Куры (рис. 3).

Произрастает на сухих, глинистых склонах нижнего горного пояса.

И з у ч е н н ы е о б р а з ц ы: Grusia, 2485, Lagowski (LE); Азербайджанская ССР: Согут-Булах, VI 1893, В. И. Липский (LE); Kirovabad, Boz-dag, 24 IV 1941, A. A. Grossheim (BAK); Боз-даг, верхняя зона, 20—23 IV 1957, Ралль (LE); Agdash, p. p. Chanabad, in faucibus fl. Agzhigan-tshaj, in jugo Bozdagh, in argillosis, 13 V 1940, A. A. Grossheim (2 экз. BAK, 1 экз. LE); Караязы, Н. К. Срединский (LE); Шемахинский р-н, с. Кубалы, 14 VI 1937, Б. К. (BAK); in steppa Schirvan, 22 V 1930, A. A. Grossheim, A. A. Kolakowsky (BAK); steppa Schirvan, in monte Charami, 22 V 1932, A. A. Kolakowsky (ERE); ibidem, 22 V 1932, A. A. Kolakowsky, V. Jabrova (TBI); Али-Байрамлинский р-н, хр. Харами, 12 V 1937, Б. К. (BAK).

Вопрос классического местонахождения *A. ciliatus* остается нерешенным. Сборы Лаговского из Грузии, о чем свидетельствует типовая этикетка, вызывают сомнение. Известно, что этикетки сборов Лаговского своими неточностями не раз вызывали удивление у исследователей флоры Кавказа. Судя по известным ныне сборам, этот вид произрастает только в Азербайджанской ССР, где он встречается в строго определенных высотных и экологических условиях. Вид после сборов Лаговского в пределах Грузинской ССР до сих пор не собирался. Указание же А. А. Гроссгейма (1934) о произрастании *A. ciliatus* в Грузинской ССР — «Тиф. (Согут-Булаг)», очевидно, также ошибочно. Оно опирается на сборы Липского из Согут-Булаха. На этикетке Липский не указывает административной принадлежности этого пункта, но в литературе (Липский, 1894 : 310) точно отмечает место своих сборов: «возле станции Закавк. ж. д. Согут-Булах (Елизаветпольской губ.)», что находится в пределах Азербайджанской ССР.

Наши специальные поиски *A. ciliatus* в примыкающих к Азербайджанской ССР территориях Грузинской ССР, а также в районе станции Согут-Булаг не увенчались успехом.

Таким образом, уточнение родовой принадлежности *A. ciliatus* расширяет границы ареала рода *Anacyclus* и еще раз свидетельствует о тесных флористических связях Кавказа со Средиземноморьем.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев К. С. Род Анациклус — *Anacyclus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 68—70. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, Изд. 1-е, т. 4. Баку: Изд-во Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1934. 344 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Липский В. И.* Флора Кавказа. — Тр. Тифл. бот. сада. Вып. 4. СПб., 1899. 584 с. — *Софиева Р. М.* Род *Anacyclus*. — В книге: Флора Азербайджана. Т. 8. Баку: Изд-во АН АзССР, 1961, с. 264—265. — *Boissier E.* Flora orientalis, vol. 3. Genevae, Basileae, 1875. 1033 p. — *Humphries C. J.* A revision of de genus *Anacyclus L.* (*Compositae* : *Anthemideae*). — Bul. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot., 1979, vol. 7, N 3, p. 83—142. — *Lipsky W. I.* Novitates Florae Caucasi. — Acta Horti Petropolitani, 1894, vol. 13, p. 271—362. — *Trautvetter E. R.* Plantarum species novas nonnullas. — Bul. Soc. Nat. Moscou, 1868, vol. 41, N 2, p. 461.

Ботанический институт АН АрмССР,
Ереван.

Получено 4 II 1985.

УДК 581.52; 581.9 Бот. журн., т. 71, № 3

П. Халкузиев

О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО АЛАЯ

P. KHALKUZIEV. ON THE FLORA AND VEGETATION OF NORTH-WESTERN ALAI

Приводятся сведения о закономерностях распределения растений по типам местообитаний, локальных изменениях распространения отдельных видов и растительных ценозов по высотным поясам, а также о редких и исчезающих видах северо-западной части Алайского хребта.

Начиная с 1964 г. на базе стационарного исследования бассейна р. Шахимардан мы изучали закономерности распределения растительного покрова северо-западной части Алайского хребта. Физико-географическая характеристика Алайского хребта дана в трудах многих исследователей (Миддендорф, 1882; Герасимов, 1931а, б; Личков, 1933, 1945; Рейснер, 1958; Гриднев, 1959, 1960; Гаврилин, 1960; Грамм, 1963, и др.).

В физико-географическом отношении район исследования относится к Ферганскому округу (Бабушкин, Когай, 1971), или Фергано-Алайскому ботанико-географическому округу (Камелин, 1973). Здесь представлены все высотные пояса (географические ландшафты) по схеме К. З. и П. К. Закировых (1955, 1978): чуль (равнина или пустыня), адыр (предгорье), тау (горы) и яйлау (высокогорье). В связи с этим гидротермический режим меняется в восходящем порядке так же, как с юга на север.

Относительная орографическая замкнутость Ферганского округа обусловливает специфические черты природы (Бабушкин, Когай, 1971). Так, например, систематически возникающие сильные потоки воздуха, так называемые кокандские ветры, мешают отложению глинистых мелкоземных пород (лёсса) из-за действия ветров противоположных направлений, на что указывал Султан Бабур еще в XV в. (Бабур, 1948).

Специфика климатических, орографических и почвенных условий отразилась и в распределении видов по субстрату и высотным поясам, причем в росте и развитии растений ряда видов появляются определенные аномалии (Халкузиев, 1985).

Закономерности распределения видов, связанные с их местообитаниями и особенностями сообществ, в настоящее время требуют более пристального внимания (в связи с интересом к адаптациям) и поэтому оказались одним из важных предметов нашего исследования.

Виды растений по типам местообитаний в исследуемой части Алайского хребта распределяются следующим образом.

Флора местообитаний песчаного типа насчитывает 86 видов (относящихся к 21 семейству из 86, отмеченных для района), из них 47 (54.6 %) являются специфическими, т. е. не встречаются в других эдафических условиях. Наибольшее число специфических видов принадлежит семействам *Polygonaceae* (8 видов), *Asteraceae* (7) и *Brassicaceae* (7). За ними следуют *Chenopodiaceae* (4 вида), *Bcraginaceae* (4), *Fabaceae* (4) и *Poaceae* (3). На этих местообитаниях особенно интересно наличие *Astragalus rubellus* Gontsch. (sect. Myobroma Bunge) и *A. subauriculatus* Gontsh. (sect. *Trachycercis* Bunge), являющихся эндемиками изучаемого района.

Флора местообитаний солончакового типа состоит из 59 видов, относящихся к 15 семействам, из них 37 (66.9 %) специфические: *Chenopodiaceae* — 13 видов, *Poaceae* — 5, *Limoniaceae* — 4, *Brassicaceae* — 3, *Asteraceae* — 3 и т. д.

В этом типе местообитаний наиболее интересен эндемичный однолетник *Sophiopsis micrantha* Botsch. et Vved., который от родственных видов отличается не только морфологическими признаками, но и произрастанием на солончаках, а не на каменистых и щебнистых склонах тау, а также жизненной формой (однолетник). Отметим, что свойственный этому типу местообитания эндемик *Limonium drepanostachyum* Ik.-Gal. тоже является однолетником, а не многолетником (Халкузиев, 1970б).

Из 137 видов (26 семейств), встречающихся на местообитаниях галечнико-

мелкоземистого типа, 83 (60.5 %) не были зарегистрированы за его пределами. Из числа последних 18 видов принадлежат к семейству сложноцветных и 13 — к семейству злаковых. Эндемиками этого типа местообитаний являются *Gagea circumplexa* Vved., *Ixiolirion ferganicum* S. Koval., *Anabasis ferganica* Drob., *Eremurus alaica* Chalkuziev, *Tulipa schachimardanica* Chalkuziev, *Hedysarum alaicum* B. Fedtsch., *Cousinia pungens* Juz. и др. Особый интерес представляет *Ixiolirion ferganicum*, произрастающий на гипсоносных галечниках и адаптированный к ксерическим условиям. В Средней Азии широко распространен *I. tataricum* (Pall.) Herb., встречающийся на лёссовых почвах от чуля до верхнего пояса гор (тау) и являющийся мезофильным эфемероидом. По экологическим, географическим и морфологическим признакам следует признать, что *I. ferganicum* является производным (скорее всего палеодивергентом) *I. tataricum*.

Мелкоземисто-дресвяный тип местообитания занимает обширные территории. Он представлен на склонах, поросших арчевником, и по террасам горных рек. Растительный покров здесь наиболее насыщен видами: в нем насчитывается более 220 видов (41 семейство), из них более половины (154 вида, или 65.1 %) специфические. Среди семейств, свойственных лишь этому типу местообитания, первое место по числу видов занимает *Fabaceae* (18). Произрастающие в этом типе местообитаний *Allium schachimardanicum* Vved., *Astragalus borissianus* Gontsch., *A. lachnolobus* S. Koval., *Sorbaria olgae* B. Fedtsch. до сих пор не обнаружены за пределами северо-западного Алая. *Allium schachimardanicum* близок к северотяньшанскому виду *A. fetissovii* Regel, встречающемуся на мелкоземистых склонах Заилийского Алатау, Киргизского Алатау, Таласского Алатау и Кунгей-Алатау. *Astragalus lachnolobus* очень близок к *A. chrysomallus* Bunge и *A. pseudomegalomerus* M. Pop. — эндемикам западных отрогов Заравшанского хребта.

В каменисто-щебнистом типе местообитания отмечены 580 видов (49 семейств), из них 76.5 % специфические. В качестве таковых укажем представителей семейств *Boraginaceae* (6 видов), *Asteraceae* (5 видов), *Liliaceae* (4 вида) и *Caryophyllaceae* (4 вида). Эндемичные виды этого типа местообитания (*Arnebia olgae* Regel, *Stubendorfia curvinervata* Botsch. et Vved., *S. botschanzevii* R. Vinogr., *Astragalus lorinserianus* Freyn, *A. dianthoides* Boriss., *Salvia margaritae* Botsch., *Nathaliella alaica* B. Fedtsch., *Jurinea ferganica* Iljin) характеризуются стойкими морфологическими признаками. Удивительно разнообразие форм обитающих здесь растений. Например, *Corydalis gortschakovii* Schrenk., *C. kaschgarica* Rupr., *C. paniculigera* Regel et Schmalh., *C. shelesnoviana* Regel et Schmalh., *Chesneya turkestanica* Franch., *Ch. trijuga* Boriss., *Astragalus kokandensis* Bunge, *A. melanocomus* M. Pop., *Korshinskya olgae* (Regel et Schmalh.) Lipskyi, *Heterocaryum rigidum* Deon., *Acantholimon schachimardanicum* Lincz., *Lappula drobovii* M. Pop., *Asperula oppositifolia* Regel et Schmalh. имеют различные морфологические признаки, отражающие влияние локальных условий. *Polygonum atraphaxiforme* Botsch. и *Physochlaina alaica*, считавшиеся эндемиками западного Алая, выходят за пределы этого региона в восточную часть Туркестанского хребта (окр. пос. Ворух).

Эндемичный вид Средней Азии *Vinca erecta* Regel et Schmalh. в бассейне р. Шахимардан и в Ферганском хребте образует обширные популяции. Если здесь помимо голых характерны сильно опушенные формы, то на Гиссарском хребте и его юго-западных отрогах собраны растения, отличающиеся от типичных рассеянными волосками по жилкам и граням стебля. Эти характерные черты гиссарских экземпляров могут быть связаны с произрастанием растений на глинистых почвах.

Список видов, свойственных только скальному типу местообитаний, включает 30 (из 20 семейств) наименований, из них наиболее характерными следует назвать *Viola schachimardanica* Chalkuziev, *Mertensia dshagastanica* Regel, *Campanula lehmanniana* Bunge, *Fumariola turkestanica* Korsh., *Scutellaria immaculata* Nevski, причем *V. schachimardanica* и *F. turkestanica* — это узколокальные эндемики Западного Алая.

В крайне суровых условиях высокогорных мелкоземисто-каменистых лужаек мы зарегистрировали 41 вид (15 семейств), из них 36 (87.8 %) специфичны

для этого типа местообитаний. Особо отметим наличие *Adonis chrysocyathos* Hook. et Thoms., который образует здесь обширные заросли. Этот вид имеет разорванный ареал (встречается и в Северном, и в Центральном Тянь-Шане). *Ligularia karataviensis* (Lipskyi) Pojark. также имеет разорванный ареал, другая часть которого тяготеет к Западному Тянь-Шаню, а *Arnebia cana* (Tzvel) Czr. связывает район Северо-Западного Алая с Памиром.

23 вида из 11 семейств отмечены для морен, 19 из них (82.6 %) специфические. Представители некоторых семейств, обнаруженные во флоре морен, не выходят за пределы данного типа местообитания: *Polygonaceae* — 5 видов, *Gentianaceae* — 4, *Cyperaceae* — 3, *Fabaceae* — 3, все они индикаторные.

Самым насыщенным и разнообразным типом местообитания в отношении концентрации таксонов ранга семейства является пойма. Здесь насчитывается 261 вид растений, относящихся к 58 семействам. Из них 183 (70.1 %) специфические. Доминирующими оказались из древесных *Salicaceae* (7 видов), а из травянистых — *Ranunculaceae* (11), все индикаторные.

Таким образом, из всех перечисленных типов местообитаний самым насыщенным по общему числу видов, числу эндемиков и специфических видов является каменисто-щебнистый тип (580 видов, из них 10 — эндемичные и 76.5 % специфичные). Высокогорная мелкоземисто-каменистая лужайка отличается от всех остальных высокой специфичностью свойственных ей видов (87.8 %).

Флора бассейна р. Шахимардан насчитывает 1353 вида, принадлежащих к 530 родам и 86 семействам. Распределение видов по семействам таково:

Asteraceae	173 (12.8 %)	*Polygonaceae*	39 (2.9 %)
Poaceae	139 (10.3 %)	*Rosaceae*	39 (2.9 %)
Fabaceae	103 (7.6 %)	*Cyperaceae*	35 (2.5 %)
Brassicaceae	88 (6.5 %)	*Scrophulariaceae*	33 (2.4 %)
Chenopodiaceae	69 (5.1 %)	*Rubiaceae*	19 (1.4 %)
Lamiaceae	62 (4.5 %)	*Euphorbiaceae*	14 (1.1 %)
Liliaceae	58 (4.1 %)	*Limoniaceae*	13 (0.9 %)
Caryophyllaceae	56 (4.1 %)	*Primulaceae*	13 (0.9 %)
Boraginaceae	55 (4.0 %)	*Caprifoliaceae*	12 (0.8 %)
Apiaceae	43 (3.9 %)	*Gentianaceae*	11 (0.8 %)
Ranunculaceae	40 (3.0 %)	*Geraniaceae*	11 (0.8 %)

Виды остальных 64 семейств, к каждому из которых принадлежат менее 10 видов, вместе составляют 16.1 % от видов всей флоры бассейна.

Распределение видов флоры по основным типам жизненных форм и по высотным поясам представлено в табл. 1.

Как видно из табл. 1, наименьшим числом видов обладают два крайних пояса — чуль и яйлау. Это объясняется крайними климатическими условиями в летний период — высокой температурой и сухостью в чуле и коротким периодом вегетации и низкими температурами в яйлау.

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов по жизненным формам и высотным поясам

Жизненная форма	Число видов	Высотные пояса			
		чуль	адыр	тау	яйлау
Деревья	19	4	3	14	1
Кустарники	95	20	21	61	5
Полукустарники	24	5	11	13	2
Многолетние травы	786	105	212	482	150
Однолетние травы	447	204	232	181	10
Всего	1371	338	479	751	168
Из них специфических для пояса		92	193	550	139
Специфические виды, %		27.2	34.0	73.2	82.8

Интересно отметить, что для пояса яйлау при небольшом видовом составе характерен наивысший процент (82.8 %) специфических видов, что указывает на хорошую приспособленность их к микротермным условиям высокогорий.

Ландшафты исследуемого региона подчинены общим высотно-поясным закономерностям распределения растительности Средней Азии. Имеются различные схемы и принципы поясности и классификации растительности Средней Азии (Минквиц, 1914, 1917; Попов, 1922, 1940; Коровин, 1946; Овчинников, 1947; К. З. Закиров, 1955; К. З. Закиров, П. К. Закиров, 1978; Быков, 1957; Марков, 1962, и др.). Из них многие могут быть применены к растительности исследуемого региона. Все же наш выбор падает на классификацию К. и П. Закировых (1978), которая принципиально отличается от других, являясь одновременно и глобальной, и региональной для Средней Азии. В этой классификации характеризуются растительный покров и его физиономичность, структура, видовой состав и т. д. Эколого-топологические и географические стороны наиболее полно отражают содержание таксономических единиц растительного покрова. Классификация построена на эколого-географических (климатипы и эдафотипы) и экофизиономических основах (ценотипы).

Ниже приводится типологическое распределение растительности в рамках схемы К. и П. Закировых (1978) с указанием высотных поясов (табл. 2).

В отличие от соседних районов восточной части Алайского, западной части Туркестанского хребтов, а также от других горных систем — Западного Тянь-Шаня, Западного Памиро-Алая в Северо-Западном Алае отсутствует ряд ценотипов, характеризующих специфические особенности данных территорий.

Например, в песчаном типе почвы на равнине отсутствуют Psammodendra, Ephedrathamna, Psammohemithamnisca, Psammohemithamna, поскольку здесь нет закрепленных песков. Salsoleta richterii, Ceratoideta eversmanniana характерны для других эдафических условий. Отсутствие Karelineta caspicae в солончаковой пустыне объясняется низким засолением грунтовых вод.

Формации Peganeta harmalae, Irideta songoricae, которые отнесены Закировыми в Gypsopoia, здесь принадлежат к Argilophyta (Thermoxerophytia). На наш взгляд, типичным представителем ценотипа Gypsopoia является Capparideta spinosae, которого в Западном Алае нет.

Как мы уже отмечали, в районе нашего исследования нет лёссового покрова, поэтому отсутствуют Ephemeropoia, Ephemerobrya, Pistacieta, Amygdalieta и другие представители Xerodendra, Xerothamna, но развиты такие формации, как Vinceta и Crambeta.

В высокогорьях не обнаружены Piceeta, Abieta, обычные для Тянь-Шаня. На южных экспозициях склонов яйлау (например, в Хурджунтау, в ущельях Гажир, Бексу, Машаланг, Аширкапа и др.) встречаются густые стланниковые заросли Junipereta turkestanicae, тогда как там же, но на северных экспозициях развиты высокогорные лужайки или растительность морены. Это опровергает мнение ряда исследователей (Минквиц, 1914; Выходцев, 1956; Арифханова, 1967, и др.), отрицавших наличие стланниковых зарослей Туркестанской арчи на Алайском хребте.

Для пресных водоемов с постоянной круглогодичной температурой характерны Nasturtieta fontani с круглогодичным циклом развития. Эта — особая интразональная вечнозеленая гидрофильная формация данного региона (Халкузиев, 1970а). В горной широколиственной древесной растительности отсутствуют Juglandeta regiae, Acereta turkestanicae, Malieta sieversianae, обычные для других регионов.

Betuleta turkestanicae встречается в изолированных ущельях.

Таким образом, 63 растительные формации Северо-Западного Алая распределены по 29 ценотипам, относящимся к 14 эдафотипам в пределах 10 климатипов (по классификации Закировых, для всей Средней Азии приводятся 44 ценотипа, 15 эдафотипов и 10 климатипов).

В заключение следует отметить, что геологически близкие западная часть Алайского и восточная часть Туркестанского хребтов резко отличаются от соседних хребтов среднеазиатских гор по строению рельефа, почвенному и растительному покровам. Значительное число эндемичных видов (около 50), высокая их вариабельность и наличие специфических растительных группировок указы-

ТАБЛИЦА 2

Топологическое и типологическое распределения растительности

Климатип	Эдафотип (и тип почвы)	Ценотип	Формация
A. Thermoeuxerophytia	I. Psammophyta — песчаный тип почвы в чуле	1. Psammothamna — кустарниковая растительность	Calligoneta litvinovii
		2. Psammopoia — травянистая растительность	Aristideta pennatae, Heliotropieta arguzioides
	II. Halophyta — солончаковая почва в чуле	3. Halodendra	Haloxyloneta aphyllii, Salsoleta richterii
		4. Halothamna	Tamariceta pentandra, Nitrarieta schoberii
		5. Halohemithamnisca	Artemisieta halophilae, Halostachydeta,
		6. Halopoia	Gamantheta gamacarpis, Aeluropieta litoralis, Climacoptereta ferganicae
	III. Gypsophyta — гипсоносная почва в верхнем чуле и адыре	7. Gypsothamna	Convolvuleta fruticosae, Scrophularieta leucocladae, Ceratoideta eversmanniana
		8. Gypsohemithamnisca	Artemisieta scopariae, A. ferganensae, Anabasieta turkestanicae
B. Thermomesophytia	IV. Potamophyta — пойменная растительность	9. Potamodendra	Elaeagneta angustifolia, Hippophaeta rhamnoides, Balsamiflueta pruinosae
		10. Potamothamna	Tamariceta bispidae, Halimodendroneta halodendrili
		11. Potamopoia	Imperata cylindricae, Glycyrrhizeta glabrae
C. Thermohygrophytia	V. Helophyta болотная почва в чуле	12. Helopoia	Phragmiteta communis, Thypheta latifolii
D. Thermoxerophytia	VI. Argilophyta — глинистая почва подгорных равнин (очень слабо выражена)	13. Argilopoia	Peganeta harmalae (обедненная, разреженная)
	VII. Adyrophyta — растительность предгорий — адыра: каменисто-галечниковая, почва со слабым гипсом. На южных экспозициях поднимается в тау	14. Xerohemithamnisca	Perovskieta scrophularifolia, Artemisieta porrectii, A. ferganensis
		15. Xeropoia (Mixtoxeropoia)	Vinceta erectae, Crambieta kotschianae
E. Mesothermoxerophytia	VIII. Oreoxerophyta — горная мезоксерофильная растительность тау	16. Arceutodendra	Junipereta semiglobosae, J. seravschanicae
		17. Ephedrathamna	Ephedrieta intermedia
		18. Oreoxeropoia (Oreostepposae)— горные степи	Festuceta valesiacae, Stipeta kirghisorum (очень слабо выражена)
	IX. Oreopetrophyta	19. Petroxeropoia	Scutillarieta immaculatae, Sileneta oreinae, Tulipeta ferganensae

Климатип	Эдафотип (и тип почвы)	Ценотип	Формация
F. Mesothermomesophytia	X. Oreomesophyta	20. Therodendra — широколиственная древесная растительность	Betuleta turkestanicae (только в изолированных местообитаниях)
		21. Therothamna	Lonicereta seravschanicae, Roseta maracandicae, Berberideta oblongae
		22. Theropoia	Polygoneta coriarium, Oxytropieta platonichae
G. Mesothermohygrophytia	XI. Oreohelophyta	23. Oreohelopoia	Nasturtieta fontani, Veroniceta anagallis-aquaticae
H. Microthermoxerophytia	XII. Cryofriganophyta (Cryoxerophyta) — тау-яйлау	24. Cryohemithamnisca	Ceratoideta papposae
		25. Cryotapeta	Convolvuleta spinifer. Onobrychideta echidnae, Tragocantheta paliurus
I. Microthermomesophytia	XIII. Cryomesophyta — верхний тау-яйлау	26. Cryonanodendra	Junipereta turkestanicae nanum
		27. Cryomesopoia	Alopecureta songorici, Polygoneta songorici, Adonieta chrysocyathos, Phlomideta oreophilae
		28. Cryonanapoia	Allieta oreophiloides, Papavereta involucrati, Ranunculeta rubrocalycis
	XIV. Psychrohygrophyta — криогигрофильная растительность высокогорий (яйлау)	29. Cryohygropoia	Chamaenerieta latifolii, Swertieta graciflorae

вают, что Северо-Западный Алай и Восточный Туркестан являются самостоятельными ботанико-географическими регионами в системе среднеазиатских гор.

Различия флоры и растительности в целом Западного Алая и Восточного Туркестана представляют научный интерес и народно-хозяйственное значение для решения задач по охране природы и выполнению Продовольственной программы.

Из выделенных нами 9 типов местообитаний наиболее важными в хозяйственном отношении могут быть названы дресвяный и высокогорные мелкоземисто-каменистые участки с лужайками пояса тау и яйлау. Здесь на летних пастбищах выпасается огромное число голов крупного скота, овец. Необходимо обратить внимание на рациональное использование этих угодий, с тем чтобы сохранить их самовосстановительные способности.

Виды *Limonium drepanostachyum*, *Sophiopsis micrantha*, *Ixiolirion ferganicum*, *Arnebia olgae* находятся под угрозой исчезновения вследствие того, что территория ареалов большинства этих видов интенсивно осваивается хлопководством и садоводством. *A. olgae* на грани исчезновения по внутренним, на наш взгляд, биологическим, причинам — у него слабая жизнеспособность, узкая амплитуда пластичности — регрессивный эндемик. Следует изыскать возможности сохранения и восстановления этих видов.

ЛИТЕРАТУРА

Арифханова М. Растительность Ферганской долины. — Ташкент: Наука УзССР, 1967. 295 с. — *Бабур Захириддин Мухаммед.* Бабур-намэ. (1483—1530. Исторические записки) / Пер. М. Салье. Под ред. М. Шевердина. Ч. 1. Ташкент: Госиздат УзССР. 1948. 232 с. — *Бабушкин Л. Н.*, *Когай Н. А.* Естественно-историческое районирование. — В кн.: Расти-

тельный покров Узбекистана. Ташкент: Фан, 1971, с. 21—115. — *Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957. 382 с. — *Выходцев И. В.* Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1956. 86 с. — *Гаврилин Р. Д.* Интрузивные комплексы Алайского хребта (Южный Тянь-Шань). — ДАН СССР, 1960, т. 134, № 5, с. 1162—1165. — *Герасимов И. П.* К вопросам об эволюции пустынных песков Туркестана. Тр. Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева. Вып. 5. Л.: Изд-во АН СССР, 1931а, с. 19—24. — *Герасимов И. П.* О структурных сероземах Туркестана (материалы к познанию пустынно-степного почвообразовательного процесса). — Тр. Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева. Вып. 5. Л.: Изд-во АН СССР, 1931б, с. 26—34. — *Грамм М. Н.* О геологической истории Сырдарьи в неогене. — Бюл. МОИП, отд. геол., 1963, т. 38, № 2, с. 78—89. — *Гриднев Н. И.* К генезису песков Центральной Ферганы. — Докл. АН УзССР, 1959, № 6, с. 16—18. — *Гриднев Н. И.* Состав и распределение аутогенных минералов в разрезе третичных континентальных отложений восточной части Средней Азии. — ДАН СССР, 1960, т. 133, № 5, с. 1146—1149. — *Закиров К. З.* Флора и растительность бассейна реки Зеравшан. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1955. 207 с. — *Закиров К. З., Закиров П. К.* Принципы и номенклатура типологии растительности. — Узб. биол. журн., 1959, № 5, с. 34—41. — *Закиров К. З., Закиров П. К.* Опыт типологии растительности земного шара на примере Средней Азии. Ташкент: Фан, 1978. 56 с. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 255 с. — *Коровин Е. П.* Типы растительности Средней Азии. — Тр. САГУ, нов. сер., 1946, вып. 30. 25 с. — *Личков Б. Л.* К вопросу о происхождении и истории пустынь на земле. — Зап. Гос. гидрологич. ин-та, 1933, т. 10, с. 425—433. — *Личков Б. Л.* О горных денудационных поверхностях и их происхождении. — Изв. ВГО, 1945, т. 77, вып. 4, с. 212—226. — *Марков М. В.* Общая геоботаника. М.: Высш. школа, 1962. 450 с. — *Миддендорф А.* Очерки Ферганской долины. СПб., 1882. 489 с. — *Минквиц З. А.* Ботанико-географические районы Кокандского уезда Ферганской области (предварительный отчет о ботанич. исслед. в Сибири и Туркестане). СПб., 1914, с. 349—369. — *Минквиц З. А.* Растительность Кокандского уезда Ферганской области. — Тр. Почв.-бот. экспед. по исследованию районов Азиатской России. Ботанические исследования с 1913 г. СПб., 1917, ч. II, вып. 3, с. 1—201. — *Овчинников П. Н.* О принципах классификации растительности. — Сообщ. ФАН ТаджССР, 1947, вып. 2, с. 18—23. — *Попов М. Г.* О растительности гор Сары-Тау и урочища Сель-Рохо в Кокандском уезде Ферганской области. — Тр. Турк. гос. ун-та, Ташкент: Туркгосиздат, 1922, вып. 4. 69 с. — *Попов М. Г.* Растительный покров Казахстана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 215 с. — *Рейснер Г. И.* Новейшие тектонические движения Алайской впадины и ее горного обрамления. — ДАН СССР, 1958, т. 123, № 6, с. 1104—1107. — *Халкузиев П. Х.* Вечнозеленые жеруховые заросли — особая группа гидрофильного типа растительности. — Узб. биол. журн., 1970а, № 3, с. 37—39. — *Халкузиев П. Х.* О биологической форме *Limonium drepanostachyum* Ik.-Gal. и *Reseda lutea* L. — Докл. АН УзбССР, 1970б, № 11, с. 62—63. — *Халкузиев П.* Аномальное развитие некоторых растений. ДАН УзССР, 1985, № 1, с. 54—56.

Сырдарьинский государственный
педагогический институт.

Получено 24 XII 1984.

УДК 581.526.3 (470.47)

Бот. журн., т. 71, № 3

А. Р. Гринталь, Л. А. Журкина

ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ САРПИНСКИХ И СОСТИНСКИХ ОЗЕР КАЛМЫКИИ

A. R. GRINTAL, L. A. ZHURKINA. AQUATIC AND LITTORAL-AQUATIC VEGETATION FROM SARPINSKY AND SOSTINSKY LAKES OF KALMYKIA

Излагаются результаты флористических исследований Сарпинских и Состинских озер. Приводится список видов высших водных и прибрежно-водных растений с указанием их распространения в озерах.

Водная и прибрежно-водная растительность юго-востока европейской части СССР (куда входит Калмыцкая АССР) до сих пор мало изучена. Целью нашей работы было изучение флористического состава и распространения водных, прибрежно-водных, а также своеобразной группы наземно-береговых растений, растущих рядом с прибрежно-водными, в Сарпинских и Состинских озерах. Материалом для работы послужили сборы и наблюдения авторов, проведенные в 1980—1983 гг. Были обследованы озера Цаца, Барманцак, Унгун-Тиричи, Большая и Малая Ханата, Цаган-Нур и Сарпа, относящиеся к системе Сарпин-

ских озер, и озера Состинское, Евдошкино, Кирпичное, Дедовское, Светлое, Замокта и Можарское системы Состинских озер. Частичное описание растительности Состинских озер было дано ранее одним из авторов (Гринталь, 1983). Здесь мы приводим новые данные, а также список видов, обнаруженных в исследованных озерах.

Растения водоемов и низменной части их берегов объединяются в 3 эколого-биологические группы (Богдановская-Гиенэф, 1974; Катанская, 1981): гидрофиты, гелофиты (прибрежно-водные) и гигрофиты. В условиях Калмыкии гигрофиты растут по берегам водоемов и сохраняют свою жизнеспособность при временном затоплении, поэтому мы их относим к наземно-береговым растениям. Здесь распространены водоемы с различной степенью засоленности воды и почв и в составе наземно-береговой флоры есть галофитные виды. Наземно-береговую растительность мы учитывали на расстоянии не более 3—5 м от берега.

Группа Сарпинских озер, находящихся на севере Калмыцкой АССР в Сарпинской низменности, представляет собой естественные пресноводные водоемы. Общая протяженность цепи Сарпинских озер около 160 км (Шумаков, 1949). Источником питания их являются атмосферные осадки и талые воды Ергенинской возвышенности. Уровень воды в озерах непостоянен. Весной некоторые из них, переполняясь за счет таяния снега, соединяются протоками. Летом уровень воды в озерах понижается вследствие малого количества осадков и сильного испарения, протоки пересыхают. Берега озер пологие, глубина большинства озер не превышает 2 м.

По местоположению и условиям стока Сарпинские озера можно разделить на два обособленных бассейна: водораздельный, имеющий направление по меридиану (озера Цаца и Барманцак), и южный, лежащий по направлению с северо-запада на юго-восток, — озера Унгун-Тиричи, Большая и Малая Ханата, Цаган-Нур и Сарпа (Суворов, 1909; Федюков, 1969).

Отдельные сведения о растениях Сарпинских озер можно найти в ряде работ (Краснов, 1886; Суворов, 1909; «Флора Юго-Востока европейской части СССР», 1927—1931; Бегучев, 1928; Фурсаев, 1933, 1934; Шумаков, 1949; Степнин, 1968; Федюков, 1969; Бахташева, 1980). Интересные данные о растительности северных Сарпинских озер, расположенных в настоящее время на территории Волгоградской обл., привел А. Д. Фурсаев (1933). Он выделил растительные зоны и экологический ряд ассоциаций, который прослеживается с некоторыми различиями у исследованных им озер.

Оз. Цаца, наиболее глубокое из Сарпинских озер, имеет длину около 6, ширину почти 2 км, глубина в некоторых местах достигает 6 м (Суворов, 1909; Шумаков, 1949). Озеро никогда не пересыхало.

Из прибрежно-водных растений здесь встречаются *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus* var. *compactus*, *Alisma lanceolatum*, *Scirpoides holoschoenus*. Под пологом *Phragmites australis* на поверхности воды распространены такие гидрофиты, как *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Salvinia natans*, *Utricularia vulgaris*, виды рода *Riccia*. В воде растут *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Lemna trisulca*, *Najas marina*, *Caulinia minor*.

Наиболее заросшими водной растительностью (около 60 %) являются озера Большая и Малая Ханата и Барманцак. Последнее вытянуто с севера на юг на 12—14 км, имеет ширину около 2 км (площадь озера около 20 км²), глубину 2—2.5 м. Дно озера плоское, очень вязкое. Озеро никогда не пересыхало, хотя летом уровень воды в нем понижался. Вследствие колебания уровня воды в озере соленость его изменяется в пределах 0.9—16.9 г/л (Федюков, 1969). Южная мелководная часть озера иногда называется оз. Пришиб, оно заполняется вешними водами и летом пересыхает, а вязкое дно покрывается в сухое время года солончаками. Из плавающих на поверхности воды гидрофитов наиболее обычна *Lemna minor*, из погруженных — *Ceratophyllum submersum*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton lucens* и другие виды (см. таблицу).

На освободившихся от воды участках дна в изобилии растут *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*.

Видовой состав гидрофитов, гелофитов и гигрофитов Сарпинских и Состинских озер

Вид	Сарпинские озера						Состинские озера							
	о. Цаца	о. Сарпа и Цаган-Нур	о. Барманцак	о. Пришиб	о. Унгун-Тиричи	о. Большая и Малая Ханата	о. Евдошкино	о. Состинское	о. Кирпичное	о. Дедовское	о. Светлое	о. Замокта	о. Можарское	«Отшнурованные» водоемы
Salviniaceae														
**Salvinia natans*	+			+										
Ceratophyllaceae														
**Ceratophyllum demersum*	+	+	+			+	+						+	
**C. submersum*			+			+								
Ranunculaceae														
**Batrachium circinatum*				+		+								
**B. rionii*		+				+			+	+			+	
Ranunculus repens						+								
***R. sceleratus*			+											
Limoniaceae														
Limonium caspium		+				+	+	+				+		
L. gmelinii							+				+	+	+	
L. suffruticosum													+	
Caryophyllaceae														
***Spergularia marina*								+			+	+		
Chenopodiaceae														
Atriplex calotheca			+											
Halimione pedunculata						+	+	+			+			
Petrosimonia oppositifolia		+				+					+			
Salicornia europaea		+	+			+	+	+			+			
Salsola dendroides							+	+	+	+	+	+		
Suacda altissima								+						
Polygonaceae														
**Polygonum amphibium*						+								
P. persicaria			+				+	+	+			+		
***Rumex marschallianus*			+			+								
Brassicaceae														
Lepidium latifolium				+			+	+			+			
Frankeniaceae														
Frankenia hirsuta		+				+								
Fabaceae														
Glycyrrhiza glabra							+	+			+	+		
G. korshinskyi							+		+		+	+		
Lythraceae														
Lythrum salicaria						+								
L. virgatum						+								
Haloragaceae														
**Myriophyllum spicatum*		+	+			+		+	+	+				
**M. verticillatum*	+		+											
Apiaceae														
***Oenanthe aquatica*						+			+					
Asclepiadaceae														
Cynanchum acutum							+	+	+		+	+		
Boraginaceae														
Argusia sibirica		+					+	+					+	

Вид	Сарпинские озера						Состинские озера							
	о. Цаца	о. Сарпа и Цаган-Нур	о. Барманцак	о. Пришиб	о. Унгун-Тиричи	о. Большая и Малая Ханата	о. Евдошкино	о. Состинское	о. Кирпичное	о. Дедовское	о. Светлое	о. Замокта	о. Можарское	«Отшнурованные» водоемы
Scrophulariaceae														
**Limosella aquatica*			+			+								
Lentibulariaceae														
**Utricularia vulgaris*	+		+											
Plantaginaceae														
Plantago scabra						+								
Asteraceae														
Tripolium vulgare			+									+		
Butomaceae														
***Butomus umbellatus*			+	+	+									
Alismataceae														
***Alisma lanceolatum*	+	+	+			+								
A. plantago-aquatica			+	+	+	+								
***Damasonium alisma*				+										
Hydrocharitaceae														
**Hydrocharis morsus-ranae*	+					+								
**Vallisneria spiralis*		+				+								
Potamogetonaceae														
**Potamogeton crispus*							+	+		+				
**P. lucens*		+	+											
**P. pectinatus*		+	+			+		+	+	+			+	
**P. perfoliatus*			+				+			+				
**P. praelongus*								+		+				
**P. pusillus*							+		+					
Ruppiaceae														
**Ruppia drepanensis*														+
**R. maritima*														+
Zannichelliaceae														
**Zannichellia pedunculata*													+	
Najadaceae														
**Caulinia minor*	+		+											
**Najas marina*	+		+			+		+						
Iridaceae														
***Iris pseudacorus*				+										
Juncaceae														
***Juncus compressus*						+								
J. gerardii			+				+	+						
J. tenuis							+	+			+		+	
Cyperaceae														
***Bolboschoenus maritimus*		+	+	+		+			+					+
***B. maritimus* var. *compactus*	+	+	+											
***B. planiculmis*						+			+				+	
Carex atherodes						+								
C. melanostachya						+								
C. praecox													+	
***Eleocharis palustris*			+			+								
***E. uniglumis*						+								
***Scirpus lacustris*		+	+	+	+	+			+	+	+	+		+

Вид	Сарпинские озера						Состинские озера							
	о. Цаца	о. Сарпа и Цаган-Нур	о. Барманцак	о. Пришиб	о. Унгун-Тиричи	о. Большая и Малая Ханата	о. Евдошкино	о. Состинское	о. Кирпичное	о. Дедовское	о. Светлое	о. Замокта	о. Можарское	«Отшнурованные» водоемы
***S. litoralis*									+	+				
***S. kasachstanicus*									+	+				
***S. tabernaemontani*		+												
***Scirpoides holoschoenus*	+													
Poaceae														
Aeluropus litoralis			+			+								
Beckmannia eruciformis		+	+			+	+	+			+	+		
Calamagrostis epigeios							+							
***Catabrosa aquatica*		+							+					
***Phragmites australis*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Puccinellia distans							+				+	+		
P. gigantea			+										+	
Lemnaceae														
**Lemna minor*	+					+								
**L. trisulca*	+		+			+								
Sparganiaceae														
***Sparganium erectum*			+											
Typhaceae														
***Typha angustifolia*		+	+			+							+	
Всего	13	20	32	10	4	37	21	20	16	11	16	13	13	5

Примечание. Одной звездочкой обозначены гидрофиты, двумя — гелофиты, без звездочек — гигрофиты. Списки видов составлены по системе А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970). Названия видов приводятся по работе С. К. Черепанова (1981).

Озера Большая и Малая Ханата связаны между собой пересыхающей протокой. В настоящее время территория этих озер является заповедной. Общая длина озер около 8, максимальная ширина — около 4 км, глубина — 1.5—2 м. В озерах вода сохраняется в течение всего лета, пополняясь за счет сброса воды из оз. Барманцак, речки Зельмень и более мелких речек, несущих талые воды с Ергеней, а также грунтовыми водами. В особенно жаркое лето дно в прибрежной части озер пересыхает, покрывается трещинами наподобие такыров. Западные берега озер низкие, на восточном берегу имеется терраса.

Из прибрежно-водных растений в озерах Барманцак и Большая и Малая Ханата в большом обилии растут *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, менее обильны *Alisma lanceolatum*, *Butomus umbellatus*, *Oenanthe aquatica*, *Rumex marschallianus*, *Eleocharis palustris*, *E. uniglumis*. Из гидрофитов встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens*, *Polygonum amphibium*, *Batrachium rionii* и другие виды (см. таблицу). Из плавающих на поверхности воды растений наиболее обычны *Lemna minor*, *Hydrocharis morsus-ranae*.

Флоры этих озер имеют большое сходство: из 30 водных и прибрежно-водных видов, растущих в оз. Барманцак и Большая и Малая Ханата, 16 видов являются общими для обоих водоемов.

Из гигрофитов наиболее распространены по берегам этих озер *Lythrum salicaria*, *Carex atherodes*, из гелофитов — *Bolboschoenus maritimus*, *B. planicuemis*, *Rumex marschallianus*, *Alisma lanceolatum*, *Beckmannia eruciformis*, *Juncul compressus* и другие виды (см. таблицу).

Фурсаев (1933) находил на южном берегу оз. Барманцак *Sparganium erectum* (=*S. ramosum*), *Damasonium alisma*, *Iris pseudacorus*, в воде — *Batrachium circinnatum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Najas marina*, *Utricularia vulgaris*, *Caulinia minor* (=*C. fragilis*). Всего в оз. Барманцак обнаружены 39 видов, в озерах Большая и Малая Ханата — 38 (см. таблицу).

Расположенное южнее оз. Унгун-Тиричи (его часто называют лиманом) невелико (длина его около 3 км). Оно наполняется водой весной, когда в эту котловину стекают талые воды; летом этот водоем полностью пересыхает, сухое дно его обильно зарастает *Elytrigia repens*, а в некоторых местах — и *Scirpus lacustris*. В прибрежной зоне встречаются также *Phragmites australis*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*.

Самые южные водоемы в системе Сарпинских озер — это Цаган-Нур и Сарпа (иногда их объединяют под общим названием — Сарпа). Оз. Цаган-Нур никогда не пересыхает; длина его около 9, ширина — 1.5—2 км, глубина 2—2.5 м. Оз. Сарпа имеет длину около 24, ширину — около 1.5 км, глубину не более 2 м (Шумаков, 1949). В это озеро стекают воды большинства озер и лиманов Сарпинской низменности. Вследствие испарения здесь происходит осолонение вод. Уровень воды в оз. Сарпа изменяется из года в год, в некоторые годы оно полностью пересыхало. Озера Цаган-Нур и Сарпа окружены лиманами, многие из которых летом пересыхают.

По берегу оз. Цаган-Нур в большом количестве встречаются *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Bolboschoenus maritimus*, из солянок — *Salicornia europaea*, *Suaeda altissima*, *Petrosimonia crassifolia*; в воде у берега на глубине 0.2—0.3 м мы нашли *Potamogeton pectinatus*, *Batrachium rionii*, *Myriophyllum spicatum*. Озеро разделено дамбой, по которой проходит шоссейная дорога Элиста—Волгоград. По другую сторону от дамбы вдоль берега распространены заросли *Phragmites australis*, в воде на глубине 0.3—0.4 м довольно много *Myriophyllum spicatum*.

На засоленной почве берега оз. Сарпа растут галофиты — *Petrosimonia oppositifolia*, *Salicornia europaea*, а также *Frankenia hirsuta*, *Argusia sibirica* и другие виды (см. таблицу). В воде у берега обычны такие гелофиты, как *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Alisma lanceolatum*, *Bolboschoenus maritimus*, глубже встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens*, *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium rionii*. По высохшему дну водоема в большом обилии отмечаются *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Beckmannia eruciformis*.

Таким образом, всего в Сарпинских озерах выявлено нами и другими исследователями 58 видов, из них гидрофитов — 19, гелофитов — 19 и гигрофитов — 20. Наиболее богат флористический состав озер Большая и Малая Ханата (37 видов) и оз. Барманцак (вместе с оз. Пришиб) — 37 видов. Всего 8 видов встречаются почти во всех озерах: *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Bolboschoenus maritimus*, *Scirpus lacustris*. На солончаках, окаймляющих Сарпинские озера, растут однолетние солянки *Salicornia europaea* и *Petrosimonia crassifolia*.

Состинские озера, принадлежащие к бассейну р. Маныч, расположены на юге Прикаспийской низменности в Черноземельском р-не Калмыцкой АССР вблизи устья р. Восточный Маныч. Их питают талые и дождевые воды, р. Восточный Маныч и воды Чограйского водохранилища, построенного в 1969 г. в 70 км выше Состинских озер на р. Восточный Маныч. В Калмыкии Состинские озера занимают по площади второе место после оз. Маныч-Гудило (его площадь 50 тыс. га) (Манджиев, Клюкин, 1979). Они соединены между собой протоками. Колебания уровня воды в озерах не превышают 0.4—0.5 м. Они мелководны, средняя глубина составляет 1.5—2 м (максимальная — 2.5—3 м). Вода в них соленая или солоноватая, прозрачность не более 15—30 см. В жаркие дни июля вода в озерах прогревается на глубине 40—50 см до 25 °С. Грунт в большинстве озер состоит из толстого слоя черного ила (мощностью до 30 см) с гнилостным запахом из-за скопления большого количества разлагающегося органического вещества.

Для Состинских озер характерно наличие зоны тростниковых зарослей шириной от 3 до 10 м, окаймляющих водоемы и заходящих в воду до глубины 1—1.5 м. По берегам на обсыхающей территории распространены солончаки и засоленные почвы с *Suaeda altissima*, *Salsola dendroides*, *Salicornia europaea*, *Atriplex pedunculata*, а также *Spergularia marina*, *Argusia sibirica*. В местах с менее засоленными почвами в сообществах гигрофитов встречаются *Juncus tenuis*, *Glycyrrhiza glabra*, *G. korshinskii*, *Aeluropus litoralis*, *Beckmannia eruciformis* и др. Из гелофитов наиболее обычны *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *S. kasachstanicus* (озера Дедовское и Кирпичное), *Bolboschoenus maritimus*. Водная растительность распространена неравномерно. Так, озера Хашата и Келькета почти свободны от водных растений, а в озерах Евдошкино и Состинском наблюдались особенно густые заросли из *Ceratophyllum demersum* и *Potamogeton crispus* на мелководье. Кроме этих видов, в озерах часто встречаются *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium rionii*, *Potamogeton pectinatus* и другие виды (см. таблицу).

В оз. Можарском, где более соленая вода, настоящих водных растений немного: *Batrachium rionii*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia pedunculata*. Вокруг озера расположена засоленная зона без растительности. За ней следует зона, населенная солянками *Suaeda maritima*, *Halocnemum strobilaceum*, *Petrosimonia crassifolia*. Еще дальше от берега растут *Atriplex tatarica*, *Artemisia salina*.

Всего на Состинских озерах мы зарегистрировали 44 вида, из которых 12 — гидрофиты, 10 — гелофиты и 22 — гигрофиты (см. таблицу). По видовому составу наиболее богатыми оказались озера Евдошкино (21 вид), Состинское (20), Кирпичное и Светлое (по 16 видов в каждом).

Среди крупных Состинских озер и на территории Черноземельского р-на (особенно в его южной части) встречаются небольшие высыхающие летом водоемы (лиманы), поверхность которых покрыта слоем кристаллической соли. Здесь растут *Halocnemum strobilaceum*, иногда *Limonium suffruticosum*, вокруг лиманов — *Salsola dendroides*, *Artemisia pauciflora* и другие виды.

Кроме того, рядом с оз. Кирпичным имеются несколько так называемых отшнурованных водоемов, которые невелики по площади (не более 1 км^2), мелководны (глубина 1—1.5 м) и не соединяются с озерами. В одном из таких водоемов на глубине 0.1—0.3 м все дно покрыто харовыми водорослями, глубже растет *Potamogeton pectinatus*. В другом на глубине 0.2—0.5 м растут *Ruppia maritima*, *R. drepanensis*, харовые водоросли и зеленая *Enteromorpha*. Из гелофитов по берегам отшнурованных водоемов наиболее часто встречаются *Bolboschoenus maritimus* и *Scirpus lacustris*.

Таким образом, всего в Сарпинских и Состинских озерах зарегистрированы 78 видов высших растений, из которых 25 — гидрофиты, 22 — гелофиты и 31 — гигрофиты, в том числе один вид водного папоротника. По берегам озер растут такие галофитные виды как *Salicornia europaea*, *Petrosimonia crassifolia*, виды рода *Limonium*, *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus* и др.

Флора Сарпинских и Состинских озер, относящихся к различным водным бассейнам, имеет много сходства. Так, например, 24 вида являются общими, из них 6 видов — гидрофиты (*Ceratophyllum demersum*, *Batrachium rionii*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Najas marina*); 6 — гелофиты (*Bolboschoenus maritimus*, *B. planiculmis*, *Scirpus lacustris*, *Catabrosa aquatica*, *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*) и 12 — гигрофиты (*Limonium caspium*, *Atriplex pedunculata*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Salicornia europaea*, *Polygonum persicaria*, *Lepidium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, *Argusia sibirica*, *Tripolium vulgare*, *Juncus gerardii*, *Beckmannia eruciformis*, *Puccinellia gigantea*).

Водная растительность Сарпинских озер, относящихся к бассейну р. Волги, значительно разнообразнее и обильнее, чем Состинских озер, относящихся к бассейну р. Маныч. По-видимому, это связано с большей соленостью последних.

ЛИТЕРАТУРА

Бахташева Н. М. Материалы к флоре Калмыцкой АССР. I. Конкретные флоры окрестностей с. Ханата и с. Джалыково. — Вестн. ЛГУ, 1980, № 21, Биология, вып. 4, с. 45—53. — *Бегучев П. П.* Растительность комплексной полупустыни, лиманов, ильменей и окраин соленых озер низменной части Калмыцкой области. — Изв. Саратов гос. ин-та сел. хоз. и мелиорации, 1928, т. 4, с. 241—259. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Водная растительность СССР. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 12, с. 1728—1733. — *Гринталь А. Р.* Высшие водные растения Состинских озер (Калмыцкая АССР). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 636—638. — *Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с. — *Краснов А.* Географические исследования в калмыцких степях. — Изв. Русск. географ. о-ва, 1886, т. 22, с. 120—164. — *Манджиев С. В., Клюкин Н. В.* Калмыцкая АССР. Экономико-географический очерк. Элиста: Калмыц. кн. изд-во, 1979. 138 с. — *Степнин Г. И.* Жизненные формы и эколого-фитоценотические типы основных растений современного побережья северо-западного Каспия. — Ботан. исслед. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1968, с. 52—69. — *Суворов Е. К.* Поездка по системе Сарпинских озер. — Изв. Русск. географ. о-ва, 1909, т. 45, вып. 7, с. 433—457. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука. 1970. 146 с. — *Федюков А. Н.* Природа Калмыцкой АССР. Элиста: Калмыц. кн. изд-во, 1969. 132 с. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, т. 1, 1974. 404 с.; т. 2, 1976. 236 с.; т. 4, 1979. 355 с. — *Флора* юго-востока европейской части СССР. М.; Л.: Сельколхозгиз, т. 1, 1927. 74 с.; т. 2, 1928, с. 75—256; т. 3, 1929, с. 257—436; т. 4, 1930. 360 с.; т. 5, 1931, с. 361—839. — *Фурсаев А. Д.* Растительность северной части Сарпинских озер (Нижне-Волжский край). — Учен. зап. Саратов. ун-та, 1933, т. 10, вып. 2, с. 61—80. — *Фурсаев А. Д.* О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы Нижней Волги. — Учен. зап. Саратов. ун-та, 1934, т. 11, вып. 2, с. 3—20. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Шумаков В. С.* Сарпинские озера. М.; Л.: Сельхозиздат, 1949. 24 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Калмыцкий государственный университет,
Элиста.

Получено 27 XII 1983.

УДК 581.4 : 591.471.1 : 582.26

Бот. журн., т. 71, № 3

С. И. Генкал, И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ ПАНЦИРЯ *CYCLOTELLA CASPIA* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, I. V. MAKAROVA. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF FUSTULA IN *CYCLOTELLA CASPIA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Приводятся новые данные по морфологии двух разновидностей *Cyclotella caspia*, полученные при помощи трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов. Результаты исследований не только подтверждают обособленность этих таксонов, но и служат основанием для выделения *C. caspia* var. *affinis* в самостоятельный вид *C. affinis*.

К настоящему времени уже многие современные и ископаемые виды рода *Cyclotella* Kütz. изучены с помощью метода электронной микроскопии (Helmcke, Krieger, 1954, 1961; Hasle, 1962, 1972; Round, 1970; Erlich, 1973; Schoeman, Archibald, 1980; Takano, 1976, 1979; Генкал, 1977; Генкал, Кузьмин, 1979; Лосева, 1980; Loseva, 1981; Алешинская, Пирумова, 1981; Loginova, 1982). В результате этих исследований получены новые данные об ультраструктуре панциря отдельных таксонов этого рода. Что касается *Cyclotella caspia*, то сведения об этом виде, основанные на исследовании его в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ), имеются в работе G. Hasle (1962). Кроме того, есть еще микрофотографии этого вида, полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) (Jouse, Mukhina, 1978).

В настоящей работе излагаются результаты изучения при помощи ТЭМ и СЭМ двух разновидностей *C. caspia* — var. *caspia* из Азовского моря и var. *affinis* Pr.-Lavr. et Makar. из Северного Каспия, позволившие уточнить детали

ТАБЛИЦА 1

Статистические характеристики популяций изученных видов *Cyclotella*

Элементы структуры	Размах	$M \pm m$	σ	CV	n
C. caspia (Азовское море)					
Диаметр створки, мкм	4.2—9.2	6.1±0.1	0.9	16	27
Число штрихов в 10 мкм [1]	25—35	29.3±0.4	2.3	8	27
Число штрихов в 10 мкм [2]	19.2—24.7	22.2±0.2	1.3	6	27
Число центральных подпертых выростов	1—3	1.4±0.1	0.5	39	27
$(D-D_ц)/D$	0.2—0.4	0.315±0.009	0.051	16	27
C. affinis (Каспийское море)					
Диаметр створки, мкм	9.0—16.3	11.9±0.3	1.9	16	27
Число штрихов в 10 мкм [1]	24—28	26.8±0.2	1.2	4	27
Число штрихов в 10 мкм [2]	19.1—23.8	21.6±0.1	1.0	4	27
Число центральных подпертых выростов	3—9	6.1±0.3	1.7	28	27
$(D-D_ц)/D$	0.2—0.3	0.318±0.007	0.041	12	27

[1] Подсчет штрихов проводился по общепринятой методике (см. Anonymous, 1975).

[2] При подсчете использовался более точный способ (Генкал, 1977). D — диаметр створки; $D_ц$ — диаметр центрального поля; $M \pm m$ — среднее арифметическое; σ — среднее квадратическое; CV — коэффициент вариации; n — объем выборки.

структуры их створок и проследить изменчивость диагностических признаков. Сравнительные данные, особенно по элементам ультраструктуры, показали четкие различия между этими двумя разновидностями. Несмотря на общее морфологическое сходство между var. *caspia* и var. *affinis*, выражающееся в структуре альвеол и подпертых выростов и в положении двугубого выроста, они хорошо различаются по средним арифметическим основных признаков, по числу краевых подпертых выростов, наличию или отсутствию шипиков по краю створки, а также по географическому распространению и экологии (табл. 1).

Ниже приводятся дополненные диагнозы этих таксонов, позволившие выделить var. *affinis* в самостоятельный вид.

Cyclotella caspia Grun.

Grunow in Schneider, Naturw. Beitr. Kenntn. Kaukasusländer, 1878, p. 126, tab. 4, 19.

Створки круглые, со слабой тангенциальной волнистостью, 4.2—9.2 мкм в диам., в периферической зоне 19.2—24.7 альвеолярных штрихов в 10 мкм. Среднее поле отчетливое, с бугристой поверхностью, одна половина его выпук-

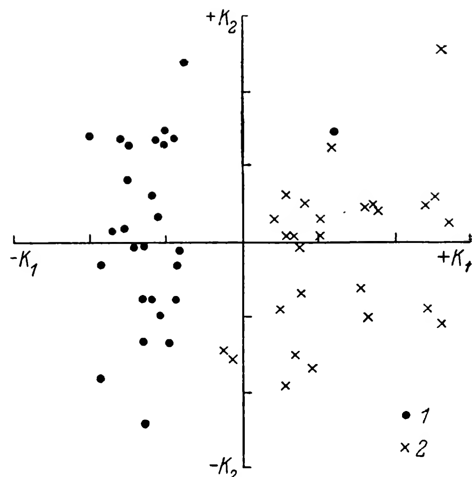
ТАБЛИЦА 2

Статистические характеристики популяций *Cyclotella caspia* по Hasle (1962)

Элементы структуры	Размах	M	n	Тип микроскопа
Oslofjord				
Диаметр створки, мкм	4—8	5.3	25	СМ
Число штрихов в 10 мкм	18—22	20	25	»
Диаметр створки, мкм	3.6—9	—	17	ТЭМ
Число штрихов в 10 мкм	20—28	24	17	»
Число центральных подпертых выростов	1—3	—	17	»
Размер краевой зоны	1/3—1/4	—	17	»
Golfo di Napoli				
Диаметр створки, мкм	4—10	6	27	СМ

Распределение изученных популяций в координатах двух первых главных компонент.

В качестве признаков использовались элементы структуры (см. табл. 1). *1* — *Cyclotella caspia*, *2* — *C. affinis*.



лая, другая вогнутая, близ центра створки 1—3 подпертых выроста (см. таблицу, *1*, *2*). Центральные подпертые выросты имеют по 3, краевые по 2 опоры. Краевые подпертые выросты расположены через 3—5 ребер (см. таблицу, *3*). Двугубый вырост один, находится на одном из ребер, занимая место одного подпертого выроста (см. таблицу, *4*). Каждая альвеола на наружной поверхности створки закрыта перфорированной мембраной, имеющей 2—3 неясных продольных ряда из мелких отверстий, разделенных слабовыраженными ребрами. На каждом ребре по 2 шипика, шипики каждой альвеолы образуют 2 кольца на створке: одно на границе с загибом створки, другое ближе к краю загиба.

Эвригалинный, эвритермный, широко распространенный вид (Прошкина-Лавренко, 1959).

Число штрихов в 10 мкм, определяемое общепринятым способом (Anonymous, 1975), по нашим данным, больше, чем приводимое ранее для этого таксона из Азовского моря (Прошкина-Лавренко, 1959, 1963). Это объясняется, вероятно, двумя причинами: данный признак определялся ранее в основном у крупных форм и замеры числа штрихов в 10 мкм по негативам, полученным нами в ТЭМ, являются более точными, чем по объекту, видимому в световом микроскопе (СМ), что подтверждается и исследованиями G. R. Hasle (1962, табл. 2).

Диапазоны изменчивости числа центральных подпертых выростов и размеров центрального поля совпадают с ее данными.

Из изученных элементов структуры наиболее изменчиво число центральных подпертых выростов ($CV=39$), наименее — альвеолярных штрихов в 10 мкм ($CV = 6$).

Cyclotella affinis (Pr.-Lavr. et Makar.) Makar. et Genkal comb. nov.

Cyclotella caspia var. *affinis* Pr.-Lavr. et Makar. Макарова, Прошкина-Лавренко, Новости сист. низших раст., 1964, с. 37, рис. 1—3.

Створки круглые, с отчетливой тангенциальной волнистостью, 9—16.3 мкм в диам., в периферической зоне 19—23.8 альвеолярных штрихов в 10 мкм. Среднее поле отчетливое, с бугристой поверхностью, одна половина его вогнутая, другая заметно выпуклая, с 3—9 подпертыми выростами на одной половине, образующими дугу (см. таблицу, *5*—*7*). Центральные подпертые выросты имеют по 3, краевые по 2 опоры. Краевые подпертые выросты расположены обычно через одно ребро, иногда подряд на 2—3 ребрах (см. таблицу, *7*—*10*). Двугубый вырост один, находится на одном из ребер вместо подпертого выроста (см. таблицу, *8*, *9*). Каждая альвеола на наружной поверхности створки закрыта перфорированной мембраной, имеющей по 3 ряда мелких отверстий, расположенных в шахматном порядке и разделенных ребровидными утолщениями. Шипики на границе с загибом створки очень мелкие, неравномерно расположенные, образуют малозаметное, неотчетливое кольцо.

Вероятно, пресноводно-солоноватоводный вид, известный только для Каспийского моря.

Число штрихов в 10 мкм, по нашим данным, больше, чем приведено в диагнозе (Макарова, Прошкина-Лавренко, 1964), что также можно объяснить вышеуказанными причинами. Гиалиновое кольцо между краевой и центральной

зонами, описанное по данным СМ, на внутренней поверхности створки представляет собой продолжение бесструктурной части краевой зоны створки. По данным СЭМ и ТЭМ, штрихи, хорошо заметные с внешней поверхности створки (см. таблицу, *6*), на внутренней поверхности не выражены (см. таблицу, *7*, *10*).

Так же как и у *C. caspia*, у *C. affinis* наиболее изменчиво число центральных подпертых выростов (*CV*=28), которое по диагнозу перекрывается с таковым *C. caspia*, а наименее — число альвеолярных штрихов в 10 мкм (*CV*=4) (см. таблицу).

Таким образом, несмотря на общее морфологическое сходство панциря вышеописанных таксонов, они хорошо отличаются друг от друга. Признаки различия довольно стабильны, четко отграничены морфологически и экологически и вполне достаточны для выделения разновидности *C. caspia* var. *affinis* в самостоятельный вид — *C. affinis*. Морфологические отличия хорошо подтверждаются при обработке данных методом компонент (Андреев, 1980). (см. рисунок).

ЛИТЕРАТУРА

Алешинская З. В., *Пирумова Л. Г.* Морфологические особенности диатомей озерных плиоценовых отложений Армении. — В кн.: Закономерность исторического развития ископаемых организмов. М., 1981, с. 97—109. — *Андреев В. Л.* Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с. — *Генкал С. И.* К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 848—851. — *Генкал С. И.*, *Кузьмин Г. В.* О новых для флоры СССР представителях рода *Cyclotella* Kütz. (*Bacillariophyta*). — Нов. сист. низш. раст., 1979, т. 16, с. 3—5. — *Лосева Э. И.* Новые данные о структуре панциря двух представителей рода *Cyclotella* Kütz. из верхнеплиоценовых отложений бассейна р. Камы. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1618—1622. — *Макарова И. В.*, *Прошкина-Лавренко А. И.* Новые диатомовые водоросли в планктоне Каспийского моря. — Нов. сист. низш., раст., 1964, т. 1, с. 34—43. — *Прошкина-Лавренко А. И.* О *Cyclotella caspia* Grun. — Бот. матер. споров. раст., 1959, т. 12, с. 69—75. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 190 с. — *Anonymous.* Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses. — Beih. Nova Hedw., 1975, Hf 53, p. 323—354. — *Erlich A.* Quaternary diatoms of the Hula basin (Northern Israel). — Geolog. Surv. Israel Bul., 1973, N 58, p. 1—39. — *Hasle G. R.* Three *Cyclotella* species from marine localities studied in the light and electron microscopes. — Nova Hedw., 1962, Bd 4, Hf 3—4, p. 299—307. — *Hasle G. R.* Two types of valve processes in centric diatoms. — Beih. Nova Hedw., 1972, Hf 39, p. 55—78. — *Helmcke J. G.*, *Kriger W.* Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen. — Bild.Teil, 1, 1954, tab. 23—27. Teil 3. 1961, tab. 213—217. — *Jouse A. P.*, *Mukhina V. V.* Diatom units and the paleogeography of the Black Sea in the late coenozoic (DSDP, Leg 42 B). — Init. Report. Deep Sea Drill. Project, 1978, vol. 17, part 2, Washington, p. 903—950. — *Loginova L. P.* The likhvin diatom flora from the central part of the east-european plain, its paleogeographical and stratigraphic significance. — Acta Geolog. Acad. Sci. Hungar., 1982, vol. 25, N 1—2, p. 149—160. — *Loseva E. I.* The valve ultrastructure of some fossil *Cyclotella* species. — Proc. 6th diatom symposium on recent and fossil diatoms. 1980. Kaenigston, 1981, p. 15—22. — *Round F. E.* The delineation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy, transmission and reflecting electron microscopy. — Beih. Nova Hedw., 1970, Hf 31, p. 591—604. — *Takano H.* Scanning electron microscopy of diatoms. I. Bul. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 86, p. 51—57. — *Takano H.* Pl. 1—15. — In: Synopsis of red-tide organisms. 1979. Pl. 1—30. — *Schoeman F. R.*, *Archibald R. E. M.* The diatom flora of Southern Africa. — CSIRO special report, WAT 50, 1980, N 6, 111 p.

Институт биологии внутренних вод
АН СССР,
Борок,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1985.

УДК 581.48 : 582.675 Бот. журн., т. 71, № 3

В. И. Трифонова

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *CONSOLIDA* И *ACONITELLA* (*RANUNCULACEAE*)

V. I. TRIFONOVA. CHARACTERISTICS OF SEED GERMINATION IN SOME MEMBERS OF THE GENERA *CONSOLIDA* AND *ACONITELLA* (*RANUNCULACEAE*)

Проведенные исследования 5 видов рода *Consolida* и одного вида рода *Aconitella* выявили оптимальные условия для прорастания семян этих видов. Наилучшие результаты были получены при проращивании семян после 4—6 мес сухого хранения в условиях теплой стратификации (18—20 °С) в течение 5—6 сут, а затем в условиях холодной стратификации (0—2°) в течение 10—12 сут.

Проблеме проращивания семян в последнее время посвящен целый ряд работ (Грушвицкий, 1960, 1961; Грушвицкий и др., 1968; Дюрягина, 1968; Рысина, 1969; Николаева и др., 1972; Николаева, Разумова, 1973; Николаева, Ляшук, 1981, и др.).

Семена исследованных родов *Consolida* и *Aconitella* прорастают плохо, что обусловлено наличием недоразвитого зародыша, требующего определенного времени и определенных температур для его полного развития и прорастания. Сведения об их прорастании весьма немногочисленны (*Consolida*) или отсутствуют вообще (*Aconitella*).

G. Harrington (1921) сообщает, что семена *C. ajacis* (L.) Schur. (=*Delphinium ajacis*) успешнее всего прорастают при 8 или 15 °С, а при 25 остаются в покое. L. Barton (1935) исследовала прорастание «однолетних дельфиниумов» [1] и пришла к выводу, что эти растения крайне чувствительны к высоким температурам. Семена их плохо прорастают при 20°, а при более высоких температурах не прорастают вообще. Эти авторы считают оптимальной постоянную температуру 15° или переменную в течение суток (ночью 10 и днем 20°). К этому же выводу пришел и P. Thompson (1968), исследовавший прорастание *C. orientalis* (J. Gay) Schröding. (=*Delphinium orientale* J. Gay). Он отмечал положительное влияние на прорастание семян низких температур (2°). После предварительного 2—3-недельного выдерживания семян при низкой температуре (2°) проростки появлялись даже при последующем проращивании семян при 25°.

Мы изучали семена двух близких родов: *Consolida* — 5 видов и *Aconitella* — один вид (см. таблицу).

Семена видов родов *Consolida* и *Aconitella* оказались крайне требовательными к условиям прорастания, особенно при проращивании их в условиях лаборатории в чашках Петри. Как правило, они прорастают неодновременно. Несмотря на все принятые меры — предварительное кипячение чашек Петри в содовом растворе, смачивание фильтров кипяченой отстоенной водой и промывание семян раствором марганцевокислого калия, процент загнивших семян был весьма высок (от 40 до 87 %).

При 25° (вариант I) семена, как правило, не прорастали. Хорошие результаты были получены при проращивании семян в условиях сначала теплой, потом холодной стратификации. В варианте II семена начали прорастать на 1—9-е сут после двухэтапной стратификации и проращивании при 18—20°. Прорастание заканчивалось на 11—16-е сут. Там, где длительность содержания семян на холоде была доведена до 14—20 сут (вариант III), семена начинали прорастать еще в холодильнике.

Как видно из таблицы, прорастание семян зависит не только от правильного подбора температурных условий и времени их воздействия, но и от особенностей каждого вида.

У видов, обладающих обширным ареалом и высокой приспособленностью к произрастанию в различных экологических условиях, как, например, *C. re-*

[1] В тексте не указывается, о каких именно видах идет речь, но, судя по фотографии, были исследованы семена *C. ajacis*, ранее широко известного как *Delphinium ajacis* L.

Условия прорастания семян видов *Consolida* и *Aconitella*

Вид	№ варианта	Условия проращивания						Начало прорастания (сутки от начала опыта)	Характер прорастания
		1 этап		2 этап		3 этап			
		T, °C	сутки	*T*, °C	сутки	*T*, °C	сутки		
Consolida regalis S. F. Gray	I	25	50	—	—	—	—	46	Единичное
	II	18—20	5—7	0—2	10—12	18—20	Остальное время	18—20	Дружное
	III	18—20	5—7	0—2	14—20	—	—	23	»
C. divaricata (Ledeb.) Schröding.	I	25	50	—	—	—	—	Не проросли	—
	II	18—20	5—7	0—2	10—12	18—20	Остальное время	19—21	Дружное
C. ajacis (L.) Schur	I	25	50	—	—	—	—	46—50	Единичное
	II	18—20	5—7	0—2	10—12	18—20	Остальное время	18—19	Дружное
	III	18—20	5—7	0—2	14—20	—	—	21	»
C. rugulosa (Boiss.) Schröding.	II	18—20	5—7	0—2	10—12	18—20	Остальное время	22—23	Единичное
C. persica (Boiss.) Schröding.	I	25	50	—	—	—	—	Не проросли	—
	II	18—20	5—7	0—2	10—12	18—20	Остальное время	21—24	Единичное
Aconitella hohenackeri (Boiss.) Sójak	I	25	50	—	—	—	—	Не проросли	—
	II	18—20	5—7	0—2	10—12	18—20	Остальное время	а) 21—23 * б) 24—26	Единичное Дружное

* Разные пробы.

galis, или издавна культивируемых в садах, как *C. ajacis*, наблюдалось, как правило, дружное прорастание семян. Единичные проростки иногда появлялись даже при выдерживании их при 25°. Семена видов, имеющих ограниченный ареал и приуроченных к засушливым местообитаниям (*C. persica*, *C. rugulosa*, *A. hohenackeri*), прорастают особенно трудно и нередко дают только единичные проростки.

Семенам с недоразвитым зародышем требуется определенное время после диссеминации для доразвития зародыша, поэтому такие свежесобранные семена, как правило, имеют низкую всхожесть. Это может быть проиллюстрировано следующим фактом: семена *C. rugulosa*, собранные нами в начале июля в Муюнкумских степях (Казахстан) и поставленные прорастать сразу же после сбора в оптимально подобранные условия, не дали ни одного проростка. Другая часть этих семян, поставленная прорастать в конце октября в тех же условиях, дала проростки. Интересные данные по этому вопросу приводит Thompson (1968). Большинство исследованных им видов рода *Delphinium*, так же как и *C. orientalis* (=*Delphinium orientale*), показали наибольший процент всхожести семян при проращивании через 5—6 и 9—10 мес после сбора семян. Семена же, высеянные сразу после сбора, дали незначительный процент проростков.

При длительном хранении семена всех исследованных видов довольно быстро теряют всхожесть. Еще Б. Л. Исаченко (1945) указывал на растянутое во времени и скачкообразное прорастание семян у многих дикорастущих видов. В частности, у *C. regalis* (=*Delphinium consolida*) процент прорастания был наиболее высоким после 1 и 2 лет хранения, всхожесть падала на 3-й и вновь резко увеличивалась на 4-й год хранения. Наши наблюдения над *C. divaricata* показали, что в 1-й и 2-й годы семена прорастали хорошо, особенно дружное прорастание наблюдалось в 1-й год. На 3-й год из этих семян проросли лишь несколько, дав слабые, быстро погибшие проростки.

Проведенные исследования показали, что свежесобранные семена всех 6 изученных нами видов находятся в состоянии покоя. Они частично выходят из него на 4—6-й мес сухого хранения, но и такие семена для прорастания нуждаются в действии сначала теплой (5—7 сут при температуре 18—20°), затем холодной (10—12 сут при 0—2°) стратификации с последующим проращиванием при комнатной температуре (18—20°). При высоких температурах (выше 25°) семена, как правило, не прорастали вообще.

Наблюдаемые нами различия в характере покоя семян и проявляющаяся при этом неодновременность прорастания, вероятно, как и у большинства дикорастущих видов, объясняются специфическими особенностями видов (но, кроме того, большое значение имеют и растянутый период созревания семян и, следовательно, разная степень их зрелости), а также зависят от условий и длительности их хранения, различий в географическом распространении и ряда других факторов.

В заключение благодарю М. Г. Николаеву за просмотр рукописи и критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В. Семена с недоразвитым зародышем и их место в филогенезе семенных растений. — В кн.: III Всес. совещ. эмбриологов. Изд-во МГУ, 1960, с. 47—49. — *Грушвицкий И. В.* Роль недоразвитого зародыша в эволюции цветковых растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 46 с. — *Грушвицкий И. В., Дюрягина Г. П., Израильсон В. Ф.* Некоторые особенности дозревания и прорастания семян с недоразвитым зародышем у растений юго-восточного Алтая. — Изв. СО АН СССР, 1968, № 10, вып. 2, сер. биол.-мед. наук, с. 3—9. — *Дюрягина Г. П.* Экология прорастания семян *Aconitum barbatum* Pers. из юго-восточного Алтая. — Изв. СО АН СССР, 1968, № 10, вып. 2, сер. биол.-мед. наук, с. 15—19. — *Иванова И. А.* Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем. — В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. — Учен. зап. Ульянов. гос. пед. ин-та, 1968, т. 23, вып. 3, с. 182—187. — *Иванова И. А.* О биологии прорастания семян пиона. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1969, вып. 74, с. 35—40. — *Исаченко Б. Л.* О прорастании семян дикорастущих растений. — В кн.: Сов. бот., 1945, т. 13, № 3, с. 53—57. — *Николаева М. Г., Грушвицкий И. В., Богданова В. М.* Условия прорастания семян дальневосточных видов аралиевых и роль гиббереллина в нарушении их покоя. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 9, с. 1082—1096. — *Николаева М. Г., Лящук С. Ф.* Значение температуры и аэрации в регулировании первичного и вторичного покоя семян. — В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя

семян. Л.: Наука, 1981, с. 6—32. — *Николаева М. Г., Разумова М. В.* О влиянии температурных и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1973, вып. 89, с. 73—75. — *Рысина Г. П.* О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1969, вып. 74, с. 40—46. — *Barton L. V.* Germination of *Delphinium* seeds. — Contr. Boyce Thompson Inst., 1935, vol. 7, N 4, p. 405—409. — *Harrington G. H.* Optimum temperatures for flower seed germination. — Bot. Gaz., 1921, vol. 7, N 6, p. 337—358. — *Thompson P. A.* Effects of after-ripening treatments and temperature on the germination of some *Delphinium* species. — Hort. Res., 1968, vol. 8, N 1, p. 62—66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 III 1985.

УДК 581.3 : 582.657.2

Бот. журн., т. 71, № 3

Г. Б. Салахова, В. А. Поддубная-Арнольди

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА *RUMEX CONFERTUS* (*POLYGONACEAE*)

G. B. SALACHOVA, V. A. PODDUBNAYA-ARNOLDI. CYTOEMBRYOLOGICAL INVESTIGATION OF SEXUAL POLYMORPHISM IN *RUMEX CONFERTUS* (*POLYGONACEAE*)

У *Rumex confertus* выявлены растения как с обоеполыми цветками, так и с функционально мужскими и функционально женскими. Установлены сходство и различие в развитии эмбриональных процессов у этих растений. Выяснено, что у функционально мужских растений стерильность женской сферы обусловлена недоразвитием рыльца, а у функционально женских стерильность мужской сферы связана с дегенерацией пыльников на различных стадиях их развития.

У покрытосеменных растений часто наблюдается переход от обоеполости к раздельнополости. Этот переход обычно осуществляется путем проявления стерильности женской или мужской сфер у потенциально обоеполых цветков. Проблема стерильности сложна и многогранна, вместе с тем установлено, что при стерильности интерсексов хромосомный аппарат функционирует нормально (Поддубная-Арнольди, 1976). В литературе существует мнение, что наличие у растения стерильности интерсексов практически приводит к полному разделению полов (Рыбин, 1935). П. М. Жуковский (1967) утверждает, что мужская и женская стерильность — закономерное, целесообразное эволюционное явление. Е. Л. Кордюм (1978) считает, что во многих семействах покрытосеменных двудомность непосредственно возникает из гермафродитизма. Пол у растений определяется генетически, реализация пола в онтогенезе многих покрытосеменных осуществляется в результате деятельности генов, непосредственно ответственных за формирование пола, и генов-реализаторов, контролирующих качественное и количественное проявление первых.

Объект нашего исследования щавель конский *Rumex confertus* Willd. — вид, находящийся в процессе формирования однополых цветков, т. е. перехода от обоеполости к раздельнополости. Мы отмечаем наличие у него как обоеполых цветков, так и функционально женских и функционально мужских цветков. Кроме того, у щавеля конского наряду с формированием раздельнополости происходит и формирование двудомности.

Материал собран на биологической станции Казанского государственного университета, которая расположена в Зеленодольском р-не ТАССР. Материал зафиксирован в виде бутонов, цветков и плодов на разных стадиях развития. В качестве фиксатора использовали хром-ацетоформол по С. Г. Навашину и фиксатор Чемберлена. Материал обрабатывали по общепринятой цитологической методике. Препараты окрашивали реактивом Шиффа по Фёльгену с подкраской цитоплазмы лихтгрюном, а также железным гематоксилином по Гей-

денгайну с подкраской эозином. Препараты просматривали под микроскопом МБИ-3, зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4.

Щавель конский произрастал в искусственно созданной заросли. Цветки одних растений наряду с пестиком имеют нормально развивающиеся тычинки, производящие пыльцу, а в цветках других растений нормально развит только пестик, тычинки рано атрофируются. В зарослях щавеля конского в период плодоношения плоды образуются не на всех отцветших особях. Одни растения плодоносят очень обильно, другие — несколько слабее, а третьи, несмотря на обильное цветение, плодов вообще не образуют. Это явление не случайно, поскольку из года в год на одних экземплярах плоды образуются, на других — нет.

Морфологические и цитоэмбриологические исследования показали возможность выделения трех типов особей.

1. Обоеполые — их цветки имеют простой околоцветник из 2 трехчленных кругов, листочки околоцветника более или менее одинаковые, тычинок 6, они с короткими нитями и крупными пыльниками, пестик с трехлопастным рассеченным рыльцем. Растения этой группы образуют плоды и нормальную трехклеточную пыльцу.

2. Функционально женские — их цветки с простым околоцветником, причем листочки наружного круга зеленоватые и меньших размеров, чем листочки внутреннего круга; тычинок 6, они с длинными нитями и маленькими пыльниками, пестик с сильно рассеченным трехлопастным рыльцем. Процесс образования пыльцы в пыльниках останавливается на той или иной стадии ее развития. Фертильные пыльцевые зерна не образуются. Растения обильно плодоносят.

3. Функционально мужские — их цветки содержат 6 очень крупных тычинок, в пыльниках которых развивается нормальная трехклеточная пыльца, пестик плохо развит, с едва сформированным рыльцем. Плоды эти растения не образуют.

В период цветения обоеполые и функционально мужские особи посещают пчелы, которые собирают с них пыльцу; эти особи опыляются как ветром, так и насекомыми. Мы установили, что половой полиморфизм щавеля конского связан с существенными различиями в развитии цитоэмбриологических процессов у обоеполых, функционально мужских и функционально женских растений.

Микроспорогенез и мужской гаметофит. Образование стенки пыльника у всех типов особей идет центростремительно, и она состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Все слои стенки пыльника, кроме эпидермы, являются производными париетального слоя. Тапетум секреторного типа, клетки его с двумя ядрами, последние с двумя-тремя ядрышками. На стенках клеток тапетума образуются орбикулы. Клетки среднего слоя после формирования пыльника сильно растягиваются, уплощаются, ядра вытягиваются и окончательно дегенерируют во время формирования двуклеточной пыльцы. Клетки эндотеция имеют фиброзные утолщения и участвуют в раскрывании пыльника. Из археспориальных клеток формируется комплекс спорогенных клеток. В микроспороцитах мейоз проходит без нарушений. Микроспоры образуются по симультанному типу, и расположение их в тетрадах обычно тетраэдрическое, иногда изобилатеральное.

Развитие мужского гаметофита в пыльниках обоеполых и мужских растений протекает нормально, в результате чего образуются трехклеточные пыльцевые зерна. Спермии имеют эллиптическую форму, их ядро богато ДНК и ярко красится. Они содержат небольшое количество цитоплазмы.

У женских растений щавеля конского развитие пыльников очень редко доходит до стадии микроспор. Если даже образуются микроспоры, они начинают дегенерировать, несмотря на нормальное функционирование тапетума. Цитоплазма у таких микроспор отходит от оболочки, сморщивается и дегенерирует.

В основном развитие пыльников останавливается на более ранних стадиях, в большинстве случаев — на стадии спорогенных клеток. При этом цитоплазма сильно вакуолизируется, и через некоторое время от клеток не остается и следа, а эпидерма пыльника сжимается (рис. 1). У женских растений развитие пыль-

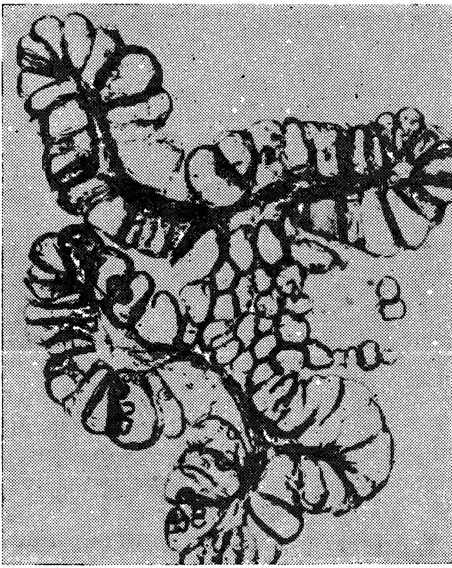


Рис. 1. Сморщенный пыльник женского растения (поперечный срез).

ника останавливается на разных стадиях не только у различных особей, но даже и в разных тычинках одного цветка, а иногда в разных гнездах одной тычинки.

М а к р о с п о р о г е н е з и ж е н с к и й г а м е т о ф и т. Семяпочка крассинуцеллятная, фуникулус выражен слабо, она почти сидячая и, согласно классификации М. И. Савченко (1973), атропная. Нуцеллус окружен двумя интегументами. По мере развития семяпочки в нем образуется многоклеточная гипостаза.

Археспорий, микроспорий и женский гаметофит у мужского и функционально женского растений не отличаются от таковых у обоеполого растения. На верхушке бугорка семяпочки, под эпидермой нуцеллуса среди остальных клеток центрального ряда выделяется одна большая археспориальная клетка, которая имеет крупное ядро с ядрышком и густо зернистую цитоплазму. Археспорий щавеля конского одноклеточный, но у функционально женского растения иногда наблюдается заложение двух археспориальных клеток. Археспориальная клетка делится периклинально, при этом образуются две клетки, одна из них париетальная, другая — спорогенная. В дальнейшем первая делится с образованием кроющих клеток, а вторая, не делясь, становится материнской клеткой мегаспор. В результате мейоза формируется Т-образная тетрада мегаспор.

Зародышевый мешок из халазальной мегаспоры образуется по Polygonum-типу (Романов, 1971). Зрелые зародышевые мешки развиваются сходно у всех трех типов особей, но они несколько различаются по размеру (рис. 2, *А*—*В*). Самый крупный зародышевый мешок у женского растения, у обоеполого он немного мельче, у мужского — самый мелкий. Однако все элементы зародышевого мешка у всех типов выражены одинаково (образуются яйцевой и антиподальный аппараты, центральная клетка, в которой полярные ядра очень рано сливаются и перед оплодотворением располагаются непосредственно под яйцеклеткой).

Антиподальный аппарат состоит из трех клеток-антипод. Вначале все клетки одноядерные, нередко позднее ядро одной из клеток митотически делится и в результате она становится 2-ядерной. Расположение клеток-антипод Т-образное, а у женских растений изредка встречается линейное расположение. Антиподы сохраняют жизнеспособность очень долго, они наблюдаются даже при многоядерном эндосперме. У женского растения в одной семяпочке иногда развиваются 2 зародышевых мешка, вероятно, это результат полного развития двух археспориальных клеток.

У синергид в зрелом зародышевом мешке не обнаружено строго определенного положения ядер. В большинстве случаев ядра расположены в базальной части, а вакуоль — в апикальной. Нередко встречаются случаи, когда ядро одной из синергид лежит в апикальной части, а вакуоль расположена в базальной. У функционально женского растения иногда ядра обеих синергид находятся в апикальной части, а вакуоли — в базальной.

У мужских растений, несмотря на то что образуется полный нормальный зародышевый мешок, плоды не формируются.

О п л о д о т в о р е н и е. Трехклеточные пыльцевые зерна щавеля конского, попав на рыльце пестика, вскоре начинают прорастать. Пыльцевые

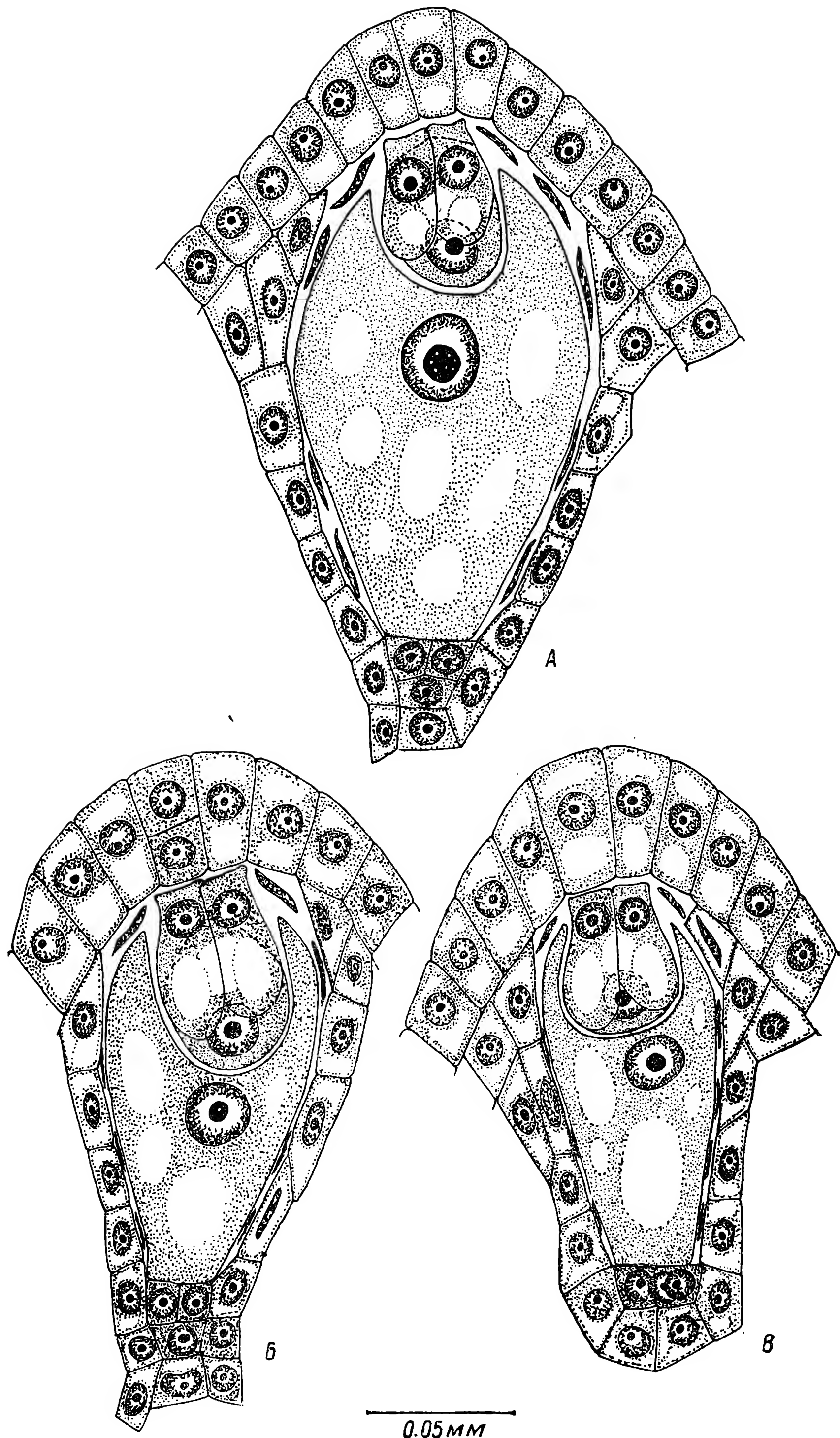


Рис. 2. Зародышевый мешок женского (*А*), обоеполого (*Б*) и мужского (*В*) растений.

трубки, достигнув семяпочки, направляются в узкое микропиле и, пройдя его, доходят до синергид. Необходимо отметить, что если вакуоль одной из синергид расположена в базальной части клетки, а у другой — в апикальной, то пыльцевая трубка в большинстве встретившихся нам случаев проникает в первую синергиду.

Мы наблюдали двойное оплодотворение женских и обоеполых растений. Спермии, вышедшие из синергиды у обоеполого растения, имеют округлую

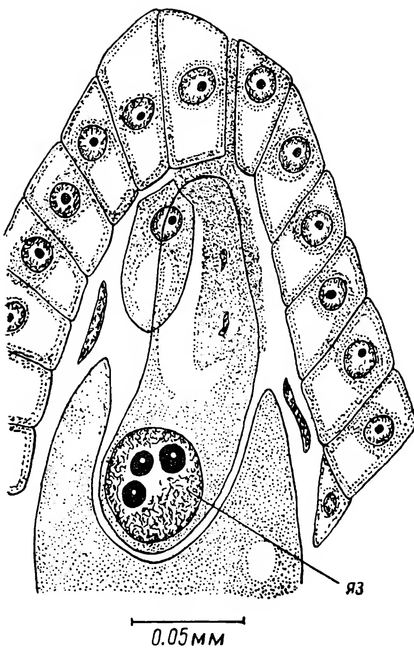


Рис. 3. Ядро зиготы (*яз*) с тремя ядрышками.

форму. В момент контакта их с женскими ядрами форма их изменяется до продолговато-овальной. Спермии при этом имеют одинаково интенсивную окраску. После контакта с женскими ядрами плотный клубок хроматина спермиев начинает раскручиваться, хроматин погружается в женское ядро. Спермии заканчивают свой митотический цикл и переходят в состояние покоя, выделяя ядрышко. После оплодотворения вторичное ядро отходит от яйцевого аппарата в центр клетки, увеличивается и вступает в профазу митоза. Оплодотворение происходит по премитотическому типу как у обоеполого, так и у женского растений.

У женского растения на стадии зиготы в зародышевый мешок через вторую синергиду нередко проникает дополнительная пыльцевая трубка со спермиями. Возможно, как результат этого мы наблюдали зиготу с тремя ядрышками (рис. 3). Более крупное из них, по-видимому, принадлежит яйцеклетке, а два меньших одинаковых — спермиям. Маловероятно, что это — результат раздробления ядрышка одного спермия, так как ядрышки ненамного мельче ядрышка яйцеклетки. Не исключено, что здесь имела место диспермия. У обоеполых и женских растений различные стадии двойного оплодотворения мы наблюдали неоднократно, у мужских растений никаких признаков этого процесса не обнаружено, хотя у них образуется нормальный зародышевый мешок. Возможно, это связано с тем, что рыльце завязи у мужского растения плохо развито и не способно воспринимать пыльцу. По строению клеток рыльца мужское растение резко отличается от обоеполого и женского. У мужского растения эти клетки имеют кубическую форму, в то время как у обоеполого и женского растений — продолговатую в виде сосочков (рис. 4, *А*—*В*), причем у послед-

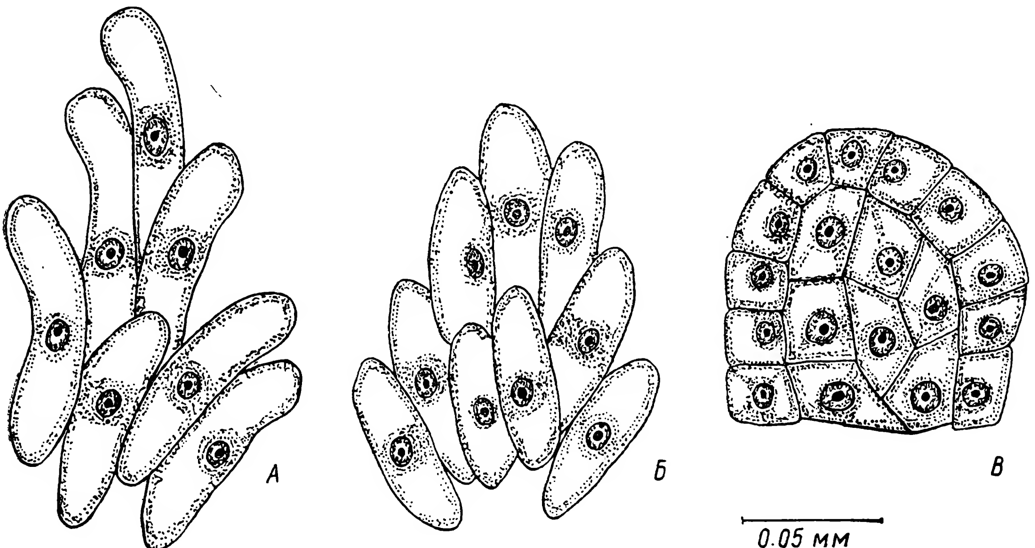


Рис. 4. Микротомные срезы клеток рыльца женского (*А*), обоеполого (*Б*) и мужского (*В*) растений.

него она наиболее ярко выражена. Сосочки на лопастях рыльца отсутствуют, рыльца не улавливают пыльцу. Позже, когда у обоеполого, а также у женского растений идет развитие зародыша и эпидермы, неоплодотворенный мешок у мужского растения дегенерирует.

Итак, половой полиморфизм щавеля конского связан у функционально мужских растений со стерильностью женской сферы, а у функционально женских — с мужской. У мужских растений стерильность женской сферы обусловлена недоразвитием рыльца (отсутствие сосочков на его лопастях), у женских стерильность мужской сферы — дегенерацией пыльников на различных стадиях развития. По-видимому, стерильность женской или мужской сфер является результатом деятельности генов, ответственных за формирование пола.

Таким образом, в основе полового полиморфизма популяций щавеля конского лежат глубокие цитоэмбриологические и генетические изменения.

ЛИТЕРАТУРА

Жуковский П. М. Гетерозис растений и филогенетическая стерильность как эволюционные явления в природе. — Генетика, 1967, № 5, с. 33—34. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 220 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 496 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 72—113. — *Рыбин В. А.* Самостерильность и самофертильность растений как фактор в селекции. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. совхозной и колхозной литературы. 1935, с. 463—490. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 104 с.

Казанский государственный университет. Получено 22 II 1985.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.28

А. Н. Титов

РОД *PHAEOCALICIUM* (*MYCOCALICIACEAE*) В СССР

A. N. TITOV. THE GENUS *PHAEOCALICIUM* (*MYCOCALICIACEAE*) IN THE USSR

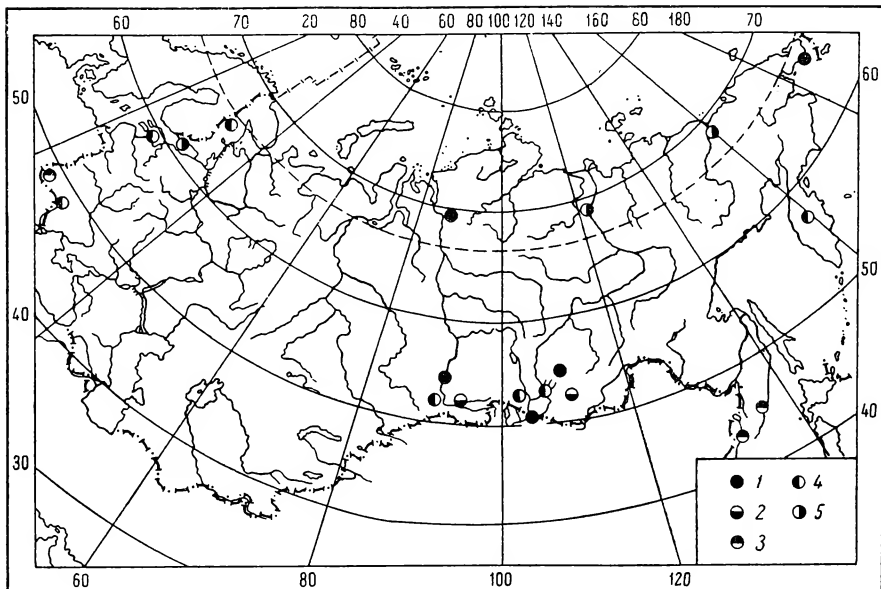
Рассмотрены вопросы систематики рода *Phaeocalicium*. Описан новый для науки вид — *Ph. pinaceum*. Составлен ключ для определения пяти известных в СССР видов рода *Phaeocalicium*, приведены описания видов, данные по их экологии и географическому распространению в СССР.

Род *Phaeocalicium* объединяет 6 видов. Несмотря на то что этот род идентифицирован лишь в 1970 г. (Schmidt, 1970), почти все его виды были описаны в прошлом веке. *Ph. populneum* описал L. Brondeau в 1830 г. (J. E. Duby, 1830), отнеся его к роду *Calicium*. E. Tuckerman (1859) описал *C. curtisii*, W. Nylander (1867, 1875) соответственно — *C. praecedens* и *C. polyporaeum*. *Phaeocalicium compressulum* впервые упоминает E. Vainio (1927) как разновидность вида *Mycocalicium praecedens* (*M. praecedens* var. *compressulum* Nyl.) без латинского описания. Ö. Szatala (1930) возводит эту разновидность в ранг вида — *Mycocalicium compressulum* — и дает его латинский диагноз. Шестой вид — *Phaeocalicium pinaceum* описывается в настоящей статье.

Первоначально виды рода *Phaeocalicium* относили к роду *Calicium*. Согласно классификации порошкоплодных лишайников, разработанной Vainio (1927), в основу которой были положены такие признаки, как число клеток в спорах и наличие фикобионта в слоевище, виды рода *Phaeocalicium* с одноклеточными спорами попали в род *Mycocalicium*, с двуклеточными — в род *Embolidium*. Принципиально с новых позиций к пониманию объема родов калициевых лишайников подошел A. Schmidt (1970), взяв за основу их дифференциации такие признаки, как строение сумок и анатомия апотециев. На основании этих признаков он идентифицирует новый род *Phaeocalicium*, объединяя в нем 3 вида: *Ph. compressulum*, *Ph. populneum* и *Ph. praecedens*. Два вида — *Ph. curtisii* и *Ph. polyporaeum* — включил в род *Phaeocalicium* L. Tibell (1975, 1979).

В настоящее время система родов, предложенная Schmidt, подвергается критике (Hawksworth, 1980). Род *Phaeocalicium* также должен быть переоценен. Это связано с тем, что некоторые виды калициевых лишайников занимают промежуточное положение между родами *Phaeocalicium* и *Chaenothecopsis*. Согласно Schmidt, эти роды различаются размерами сумок, а также строением их апикального утолщения, которое у видов рода *Chaenothecopsis* пронизано тонким каналом, отсутствующим у представителей рода *Phaeocalicium*. Однако обнаружено, что развитие такого канала может быть возрастным явлением. Например, молодые сумки *Ph. polyporaeum* имеют канал в апикальном утолщении и, таким образом, согласно Schmidt, относятся к типу *Chaenothecopsis* (Tibell, 1981). С другой стороны, у одного из видов рода *Chaenothecopsis* — *Ch. fennica* — во взрослых сумках канал исчезает, причем сумки у этого вида достигают больших размеров — 50—60 мкм дл. и, следовательно, приближаются к типу *Phaeocalicium* (Tibell, 1978).

Целесообразность идентификации рода *Phaeocalicium* подтверждается экологией его видов. Все виды этого рода являются нелихенизированными, узкоприуроченными к субстрату паразитами-сапрофитами. *Ph. curtisii* обитает только на *Rhus typhina*, *Ph. polyporaeum* — на плодовых телах некоторых пред-



Распространение видов рода *Phaeocalicium* на территории СССР.

ставителей сем. *Polyporaceae*, *Ph. pinaceum* — на тонких веточках *Pinus sibirica*. *Ph. compressulum*, *Ph. populneum* и *Ph. praecedens* встречаются на живых, реже — мертвых веточках лиственных пород деревьев. Установлены некоторые новые местообитания этих видов. *Ph. populneum*, известный до сих пор на видах рода *Populus*, на Камчатке обитает на виде рода *Crataegus*. *Ph. compressulum*, основным субстратом для которого являются виды рода *Alnus*, в Забайкалье был собран на виде рода *Betula*. Наименьшей специализацией обладает *Ph. praecedens*, собранный на видах родов *Betula*, *Populus*, а в Якутии — на *Chamaedaphne calyculata*. Популяции этих видов на различных субстратах, как правило, значительно различаются по многим систематическим признакам. В данном случае мы, возможно, имеем дело с разными таксонами. Решение этого вопроса требует дополнительных данных.

Род *Phaeocalicium* известен только в северном полушарии. *Ph. curtisii* обитает в Северной Америке (в настоящей статье не рассматривается). *Ph. polyporaeum* наиболее обилен в Северной Америке и на Дальнем Востоке СССР, встречается также в Европе. *Ph. compressulum* является гипоаркто-монтанным видом с циркумполярным распространением. *Ph. populneum* обитает в умеренных районах Голарктики. *Ph. praecedens* известен в северных районах Европы и Азии. *Ph. pinaceum* пока обнаружен только в Забайкалье и Саянах.

Все виды рода *Phaeocalicium*, за исключением *Ph. curtisii*, найдены нами на территории СССР (см. рисунок). *Ph. populneum* и *Ph. polyporaeum* — новые виды для азиатской части СССР, *Ph. pinaceum* — новый для науки вид.

Материалом для данной статьи послужил гербарий, собранный автором на территории Ленинградской обл., Красноярского края (Саяны и Таймыр), Бурятской АССР, Дальнего Востока и Камчатки с 1980 по 1984 г. Кроме того, был исследован гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, кафедры геоботаники и систематики Тартуского государственного университета.

Род *Phaeocalicium* Schmidt

Слоевище погружено в субстрат. Фикобионт отсутствует. Апотеции на ножках, 0.2—0.5 мм выс. Ножки апотециев 0.02—0.10 мм толщ., от светло-коричневых до черных, состоят из двух слоев. Наружный слой образован плотно сжатыми, коричневыми гифами, направленными приблизительно параллельно продольной оси апотеция. Внутренний слой состоит из бесцветных, рыхло

расположенных гиф. Головки апотециев варьируют по форме от обратноконусовидных до линзовидных или цилиндрических, черные, 0.05—0.15 мм в диам. Эксципул развивается как продолжение гиф ножки. Сумки цилиндрические, 70—100×3—5 мкм, с амилоидным апикальным утолщением, содержат по 8 спор, расположенных в 1 ряд. Споры одноклеточные или двуклеточные, от бесцветных до темно-коричневых, иногда перетянуты в месте расположения перегородки, эллипсоидные или цилиндрические, 10—15×3—6 мкм. Перегородки у двуклеточных спор широкие и плохо заметные в световой микроскоп. Гимениальный слой у некоторых видов от иода синеет.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PHAEOCALICIUM*

1. Споры одноклеточные . . . . 2.
— Споры двуклеточные . . . . 3.
2. Головки апотециев сжаты до толщины ножки . . . 1. *Ph. compressulum*
— Головки апотециев не сжаты . . . . 5. *Ph. praecedens.*
3. Гимениальный слой от иода не изменяется, споры бесцветные. На плодовых телах видов сем. *Polyporaceae* . . . . 3. *Ph. polyporaeum.*
— Гимениальный слой от иода синеет, споры коричневые. На других субстратах . . . . 4.
4. Взрослые апотеции 0.20—0.23 мм выс., ножки апотециев от светло-коричневых до бесцветных, сумки до 70 мкм дл., зрелые споры 8.7—11.6 мкм дл. На тонких веточках *Pinus sibirica* . . . . 2. *Ph. pinaceum.*
— Взрослые апотеции 0.3—0.5 мм выс., ножки апотециев от темно-коричневых до черных, сумки более 80 мкм дл., зрелые споры 11.5—15.4 мкм дл. На тонких веточках лиственных пород деревьев . . . 4. *Ph. populneum.*

1. *Phaeocalicium compressulum* (Nyl. ex Szat.) Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13, 1970 : 130. — *Mycocalicium compressulum* Nyl. ex Szat. Magyar Bot. Lapok, 29, 1930 : 53.

Апотеции (0.20) 0.25—0.40 (0.55) мм выс. Ножки апотециев (0.028) 0.030—0.040 (0.045) мм толщ., от темно-коричневых до черных. Головки молодых апотециев обратноконусовидные. Головки взрослых апотециев сжаты в одной плоскости до толщины ножки, черные, (0.10) 0.10—0.15 (0.20) мм шир. Сумки (72.50) 73.00—77.50 (80.00)×(4.80) 5.00—5.50 (5.80) мкм. Споры одноклеточные, светло-коричневые, эллипсоидные, (9.95) 10.44—11.31 (11.60)×(3.48) 4.00—5.51 (5.80) мкм. Гимениальный слой от иода не изменяется (табл. I, *1—4*).

На коре и тонких веточках *Betula tortuosa* и *Duschekia fruticosa.*[1]

СССР: Таймыр (Титов, 1984); Красноярский край, Шушенский р-н, устье р. Голой, 7 VII 1984; Бурятская АССР: Баргузинский заповедник, 23 VII 1983; Байкальский заповедник, 4 VIII 1983; Чукотка (Макарова, Катенин, 1983) (см. рисунок).

Ph. compressulum легко идентифицировать по своеобразной форме апотециев. Однако сильно сжатые до толщины ножки апотеции характерны только для образцов, собранных на *Duschekia fruticosa.* Мы обнаружили популяции *Phaeocalicium compressulum* на *Betula tortuosa.* Ножки апотециев, растущих на березе, всегда коричневые, к основанию они становятся светлыми и прозрачными; головки апотециев менее сжаты, чем у типичных образцов с *Duschekia*, а у молодых апотециев они вообще не сжаты. Таким образом, по форме апотециев этот материал близок к *Phaeocalicium praecedens*, из которого Nylander выделил *Ph. praecedens* var. *compressulum* (Vainio, 1927). Типичные образцы *Ph. praecedens* легко отличить от *Ph. compressulum* по положительной реакции гимения на иод, однако исследованные нами образцы *Ph. praecedens* из Якутии этим признаком не обладают. Разграничение этих видов требует дополнительных данных.

Исследованные эксикаты. Flora exsiccata Austro-Hungarica n. 1554 (*Calicium praecedens*); Kryptogamae exsiccatae, n. 1221 (*C. praecedens*); Lichenes groenlandici exsiccati, n. 222; Rehm: Ascomyceten, n. 1316 (*C. praece-*

[1] Экология видов приведена по данным, полученным на территории СССР.

dens); Tibell: Caliciales exsiccatae, n. 22; Vezda: Lichenes selecti exsiccati, n. 1178 (*Mycocalicium compressulum*).

2. **Phaeocalicium pinaceum Titov sp. nov.** Apothecia (0.16) 0.20—0.28 (0.37) mm alta. Stipite apotheciorum (0.020) 0.025—0.029 (0.034) mm crassus, a dilute brunneis ad decoloratos. Capituli apotheciorum primo sphaerici, dein obconici vel subcylindrici, nigri, (0.04) 0.04—0.06 (0.07) mm in diam. Asci cylindracei, (58.00) 60.90—72.50 (75.00)×(2.50) 2.60—3.20 (4.00) mkm, octospori; ascorum juvenalium incrassatio apicalis canale tenui percursa. Sporae uniseptatae, fuscae, ellipsoideae, (8.20) 8.70—11.60 (13.80)×2.90 (3.19)—4.30 (5.50) mkm, monostichae. Mazaedium non evolutum. Hymenium iodo caerulescens.

Typus: USSR: Rossia, montes Sajanensis septentrionali-occidentalis (districtus Shushenskoensis), in valle fluminis Enissej, in silva pinosa prope ostium fluminis Golaja. Ad vivos et mortuos ramulos Pini sibiricae habitat, 8 VII 1984, leg. A. N. Titov. In Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Апотеции (0.16) 0.20—0.28 (0.37) мм выс. Ножки апотециев (0.020) 0.025—0.029 (0.034) мм толщ., от светло-коричневых до бесцветных. Головки молодых апотециев шаровидные, у взрослых апотециев они обратноконусовидные или почти цилиндрические, черные, (0.04) 0.04—0.06 (0.07) мм в диам. Сумки цилиндрические, (58.00) 60.90—72.50 (75.00)×(2.50) 2.60—3.20 (4.00) мкм, восьмиспоровые; у молодых сумок апикальное утолщение пронизано тонким каналом. Споры двуклеточные, коричневые, эллипсоидные, (8.20) 8.70—11.60 (13.80)××(2.90) 3.19—4.30 (5.50) мкм, однорядные. Мазедий не развит. Гимениальный слой от иода синеет (табл. II, *1—5*).

Тип: СССР: РСФСР, северо-западные Саяны (Шушенский р-н), долина р. Енисей, устье р. Голой. На живых и мертвых веточках *Pinus sibirica*, 8 VII 1984, собрал А. Н. Титов. Хранится в Бот. ин-те АН СССР (Ленинград).

Паратипы: СССР: Красноярский край, Шушенский р-н, Саяно-Шушенский заповедник, устье р. Голой, 8 VII 1984; Бурятская АССР, Баргузинский заповедник, долина р. Таламуш, 23 VII 1984 (см. рисунок).

Ph. pinaceum характеризуется наличием маленьких апотециев на светлых ножках, относительно коротких сумок, двуклеточных спор и положительной реакцией гимения на иод. Кроме того, зрелые споры *Ph. pinaceum* часто перетянуты по перегородке, что не характерно для других видов рода *Phaeocalicium*.

3. *Phaeocalicium polyporaeum* (Nyl.) Tibell, Publ. Herb. Univ. Uppsal. 4, 1979 : 9. — *Calicium polyporaeum* Nyl. Flora, 33, 1875 : 7.

Апотеции (0.30) 0.40—0.65 (0.87) мм выс. Ножки апотециев (0.040) 0.045—0.060 (0.070) мм толщ., от темно-коричневых до черных. Головки взрослых апотециев обратноконусовидные или почти цилиндрические, черные, (0.06) 0.07—0.04 (0.15) мм в диам. Сумки (60.00) 72.50—84.00 (90.00)×(3.20) 3.25—3.42 (3.90) мкм. У молодых сумок апикальное утолщение иногда пронизано тонким каналом. Споры двуклеточные, бесцветные, эллипсоидно-цилиндрические, (8.70) 10.00—12.70 (14.00)×(2.50) 2.90—3.20 (4.60) мкм. Гимениальный слой от иода не изменяется (табл. III, *1, 2*).

На плодовых телах видов рода *Hirschioporus*.

СССР: Приморский край: Хасанский р-н, ст. Приморская, заповедник «Кедровая падь», 30 VII 1984; Тернейский р-н, пос. Терней, 5 VIII 1984; Закарпатская обл. (Ромс, 1975) (см. рисунок).

По внешним признакам *Ph. polyporaeum* иногда идентичен *Ph. pinaceum* или *Ph. populneum*, однако от этих видов он отличается характерными бесцветными спорами и отсутствием реакции гимения на иод. Кроме того, *Ph. polyporaeum* обитает исключительно на плодовых телах видов сем. *Polyporaceae*.

Исследованные эксикката. Tibell: Caliciales exsiccatae, n. 45.

4. *Phaeocalicium populneum* (Brond. ex Duby) Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13, 1970 : 132. — *Calicium populneum* Brond. ex Duby, Bot. Gall. 2, 1830 : 638. — *Embolidium populneum* (Brond. ex Duby) Vain. Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1, 1927 : 59.

Апотеции (0.25) 0.30—0.50 (0.85) мм выс. Ножки апотециев (0.025) 0.035—0.050 (0.055) мм толщ., от темно-коричневых до черных. Головки взрослых апотециев почти шаровидные или обратноконусовидные, черные, (0.07) 0.10—0.15 (0.25) мм в диам. Сумки (88.00) 92.50—105.20 (116.00)×(4.40) 4.64—

5.50 (5.54) мкм. Споры двуклеточные, темно-коричневые, эллипсоидные, (9.00) 11.50—15.40 (17.50)×(3.45) 4.90—5.46 (5.60) мкм. Гимениальный слой от иода синеет (табл. III, *3—7*).

На коре и тонких веточках видов родов *Populus* и *Crataegus*.

С С С Р: Карельская АССР (Laurila, 1940); Эстония (Bruttan, 1870; Мережковский, 1913); Закарпатская обл. (Ромс, 1975); Красноярский край, Шушенский р-н, пос. Шушенское, 14 VII 1984; Бурятская АССР: Баргузинский заповедник, 22 VII 1983; Байкальский заповедник, 9 VIII 1983; Камчатка, пос. Козыревск, 17 IX 1984 (см. рисунок).

Ph. populneum — наименее изменчивый вид в роде *Phaeocalicium*, характеризующийся относительно длинными сумками, двуклеточными, темными крупными спорами, а также положительной реакцией гимения на йод.

Исследованные эксиккаты. Flora exsiccata Austro-Hungarica, n. 2768 (*Calicium populneum*); Flora Hungarica exsiccata, cent. IV Lichenes, n. 312 (*C. populneum*); Lichenes Canadenses exsiccati, n. 142; Lichenes Fenniae exsiccati, n. 684 (*Embolidium populneum*); Lojka: Lichenotheca Universalis, n. 207 (*Calicium populneum*); Šuza: Lichenes Bohemoslovakia exsiccatae, n. 214 (*C. populneum*); Tibell: Caliciales exsiccatae, n. 46.

5. ***Phaeocalicium praecedens*** (Nyl.) Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13, 1970 : 131. — *Calicium praecedens* Nyl. Flora, 24, 1867 : 310.

Апотеции (0.20) 0.25—0.40 (0.50) мм выс. Ножки апотециев (0.020) 0.034—0.050 (0.090) мм толщ., черные, иногда коричневые у основания. Головки молодых апотециев обратноконусовидные. У взрослых апотециев головки варьируют по форме от линзовидных до цилиндрических, (0.08) 0.10—0.14 (0.15) мм в диам. Сумки (74.00) 80.30—84.50 (89.00)×(4.20) 4.34—5.50 (6.00) мкм. Споры одноклеточные, коричневые, эллипсоидные, (10.05) 11.00—12.25 (13.00)×(3.30) 3.75—4.40 (5.00) мкм. Гимениальный слой от иода синеет (табл. 1, *5—7*).

На коре и тонких веточках лиственных пород деревьев и кустарников видов родов *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Chamaedaphne*.

С С С Р: Ленинградская обл., Выборгский р-н, Линдуловская роща (Титов, 1983); Закарпатская обл. (Suza, 1925; Nadvornik, 1932 [2]); Якутская АССР, Нижне-Колымский р-н, пос. Походск, июль 1981, собрал А. Г. Шкарупа; долина р. Собопол (Окснер, 1940) (см. рисунок).

Приведенное описание *Ph. praecedens* сделано с эксикката Tibell (см. ниже). Образцы, собранные в различных районах СССР и на различных субстратах, значительно отличаются от типичного материала по форме и размерам апотециев, во всех случаях реакция гимения на иод отсутствует. Здесь мы, возможно, имеем дело с различными видами рода *Phaeocalicium*, однако для выделения новых таксонов из *Ph. praecedens* данных еще недостаточно.

Исследованные эксиккаты. Tibell: Caliciales exsiccatae, n. 32.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. И., *Катенин А. Е.* Лишайники в горах юго-востока Чукотского полуострова. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1484. — *Мережковский К. С.* Список лишайников Прибалтийского края. Казань, 1913. 63 с. — *Окснер А. Н.* Лишайники басейну рік Лени, Яни, Індігірки та Південного Прибайкалля. II. — Бот. журн. АН УРСР, 1940, т. 1, № 1, с. 77—100. — *Ромс Е. Г.* Семейство *Caliciaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР, вып. 3. Л., 1975, с. 17. — *Титов А. Н.* Редкие виды порошкоплодных лишайников северо-запада СССР. — Нов. сист. низш. раст., 1983, т. 20, с. 161. — *Титов А. Н.* Порошкоплодные лишайники северо-запада плато Путорана. — Нов. сист. низш. раст., 1984, т. 21, с. 182. — *Bruttan A.* Lichenes Est.—Liv. und Kurlands. — Arch. Naturk. Liv.-Ehst. und Kurlands, Ser. 2, 1870, Bd 7, S. 291. — *Duby J. E.* Aug. Pyrami de Candolle Botanicon Gallicum seu Synopsis Plantarum in Flora Gallica. 2. Ed. 1830, p. 545—1068. — *Hawksworth D. L.* Two little-known members of the *Mycocaliciaceae* on *Polyporales*. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1980, vol. 74, N 3, p. 650—651. — *Laurila M.* Addenda ad floram fenniae Lichenologicam. — An. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fen. Vanamo, 1940, Bd 15, N 2, S. 10. — *Nadvornik J.* Lišejniky Podkarpatske Rusi. — Sborn. Prirodov. klubu v Brne, roč. XV, 1932, p. 3. — *Nylander W.* Addenda nova ad Lichenographiam Europaeam. — In: Flora, 1867, Bd 24, S. 370. — *Nylander W.* Addenda nova ad Lichenographiam Europaeam. — In: Flora, 1875, Bd 33, S. 7. — *Schmidt A.* Anatomisch-

[2] В работах J. Suza и J. Nadvornik, возможно, упоминается *Ph. compressulum*, так как этот вид в то время считался синонимом *Ph. praecedens*.

taxonomische Untersuchungen an europäischen Arten der Flechtenfamilie *Caliciaceae*. — Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 1970, Bd 13, S. 111—166. — *Suza J.* Lišejniky Podkarpatske Rusi. — Sborn. Prirodov. spol. v Mor. Ostrave, 1925, p. 6. — *Szatala Ö.* Beiträge zur Flechtenflora von Bulgarien. II. — Maguar Bot. Lapok, 1930, Bd 29, S. 53. — *Tibell L.* The *Caliciales* of Boreal North America. — Symbolae Bot. Uppsal., 1975, vol. 21, N 2, p. 58. — *Tibell L.* Comments on *Caliciales* exsiccatae I. — Lichenologist, 1978, vol. 10, p. 172. — *Tibell L. Caliciales* exsiccatae. Fasc. II. — Publ. Herb. Univ. Uppsal., 1979, N 4, p. 9. — *Tibell L.* Comments on *Caliciales* exsiccatae II. — Lichenologist, 1981, vol. 13, N 1, p. 60—63. — *Tuckerman E.* Supplement to an enumeration of North American lichens, continued. — Amer. J. Arts Sci., ser. 2, 1859, vol. 28, p. 201. — *Vainio E. A.* Lichenographia Fennica. III. *Coniocarpeae*. — Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 1927, t. 57, N 1, p. 1—138.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(47+57) : 582.394.722

А. Г. Бурдин, С. И. Шокало, Б. И. Шокало

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *OSMUNDA REGALIS* (*OSMUNDACEAE*) В СССР

A. G. BURDIN, S. I. SCHOCALO, B. I. SCHOCALO. A NEW LOCALITY OF *OSMUNDA REGALIS* (*OSMUNDACEAE*) IN THE USSR

Приводятся сведения о единственном местообитании редкого реликтового вида папоротника *Osmunda regalis* на территории Белоруссии, подчеркивается необходимость принятия действенных мер его охраны.

Чистоуст величавый *Osmunda regalis* L. — древний исчезающий вид полудревовидных папоротников из сем. *Osmundaceae* Bercht. et J. Presl. На территории нашей страны места произрастания отмечены на Кавказе (Аджария, Абхазия и др.), где он обитает на торфяных болотах в зарослях ольшаников. Изредка по речным долинам проникает в средний лесной пояс гор. Популяции этого папоротника на Пицунде (Ладзавская низменность) и Кобулетских болотах в значительной мере были уничтожены в результате проведения крупномасштабных мелиоративных работ (Аскеров, 1983).

За пределами СССР ареал этого вида охватывает всю Западную Европу, достигая на севере Швеции, а на юге — районов Алжира и Марокко (Бобров, 1967, 1974; Danert, 1971). Охраняется за рубежом, в том числе в ГДР (Needon, 1971) и ПНР (Broda, Mowszowicz, 1971). Занесен в «Красную книгу СССР» (1978).

До настоящего времени во флоре Белоруссии не отмечался. Мы обнаружили этот вид впервые в июне 1983 г. на территории, прилегающей к оз. Селяхи Брестского р-на. Образцы *O. regalis* переданы на хранение в Гербарий Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР.

Участок, где произрастает чистоуст величавый, расположен с западной стороны озера и представляет собой вытянутое в плане сырое понижение. Ложбина пересекается с севера на юг шоссейной дорогой. На площади 1.5 га, непосредственно примыкающей к озеру, ранее проводили осушительные работы, о чем свидетельствует сеть открытых каналов с порослью *Betula pendula* Roth,[1] *Populus tremula* L., кустарниками *Frangula alnus* Mill., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Vaccinium uliginosum* L., а также полукустарниками и кустарничками *Rubus caesius* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Oxycoccus palustris* Pers. Самые сырые участки, в том числе ложа высохших каналов, обильно заросли мхами *Polytrichum commune* Hedw. и *Sphagnum palustre* L.

Другая часть ложбины не подвергалась осушению и представлена сосняком долгомошником Pinetum polytrichosum, имеющим возраст основной породы 45—50 лет. Состав древостоя 10 С ед. Б (б) ед. Ос. В подлеске из *Frangula alnus* довольно обильно встречается *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch. Напочвенный травяной покров состоит из следующих видов: *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Juncus effusus* L., *Gnaphalium sylvaticum* L., *G. uliginosum* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Mentha arvensis* L., *Prunella vulgaris* L., а также папоротников *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs.

[1] Названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

Местная популяция *Osmunda regalis* представлена особями с характерными для этого вида полудревовидными стеблями — корневищами, частично выступающими над поверхностью земли. На корневище хорошо сохраняются черешки опавших листьев, создающие своеобразные чехлы. Вайи имеют ксероморфные признаки. Их средние размеры 80—120, а у отдельных взрослых экземпляров достигают 160—200 см дл. Спорофиллы в виде верхушечных метелок, красновато-коричневые. Растения обильно спороносят и размножаются вегетативно. Интенсивный рост и развитие в течение всего вегетационного периода свидетельствуют о нормальной жизненности данной популяции, которая произрастает на дерново-подзолистых и торфяно-подзолистых почвах. Общая площадь, на которой обнаружен чистоуст величавый вблизи оз. Селяхи, составляет около 8 га с примерным числом особей 1 тыс.

Новое местонахождение *O. regalis* на юго-западе Белоруссии можно считать крайним северным пунктом распространения этого древнего реликтового вида в СССР. Большая дизъюнкция в ареале чистоуста величавого не исключает возможности обнаружения его южнее оз. Селяхи, а именно среди группы озер западной части Белорусского и Украинского Полесья (Ореховское, Пулемецкое, Свитязь и др.). В этом регионе мягкий и влажный климат: вегетационный период здесь длится до 209 дней в году, осадков выпадает 520—630 мм, среднегодовая температура составляет +7.4 °С (Шкляр, 1979).

Следует отметить, что западное побережье оз. Селяхи является наиболее посещаемым туристами местом. Здесь производятся сбор ягод и грибов, декоративных и лекарственных растений, а также выпас скота. На берегу озера расположена база отдыха. По всей территории обитания чистоуста величавого образовалась сеть четко выраженных тропинок, на обочинах которых зачастую произрастает это редкостное растение. К тому же в придорожной полосе оно регулярно скашивается, так как мешает обзору трассы, имеющей здесь крутой поворот, в пределах которого выявлено наибольшее число куртин этого папоротника.

Таким образом, места произрастания *O. regalis* подвержены весьма интенсивному антропогенному влиянию, что создает опасность сокращения площади обитания данной популяции. Следовательно, возникает необходимость принятия действенных мер охраны этого редчайшего для флоры СССР вида. Есть все основания для организации здесь ботанического заказника областного, а возможно, и республиканского значения, тем более что на этом участке обильно встречается жарновец метельчатый, также занесенный в «Красную книгу СССР».

Чистоуст величавый — декоративное растение и может быть использован, как показывает опыт латвийских ботаников, для оформления пейзажных композиций в городских садах и парках средней полосы нашей страны. В последнее время в связи с открытием полезных качеств корневищ этого папоротника при приготовлении субстрата, на котором выращивают теплолюбивые орхидеи, интерес к нему заметно возрос (Белоусова и др., 1979). Все это свидетельствует о необходимости изучения возможностей его интродукции в ботанические сады, а также более широкого выращивания в культуре.

ЛИТЕРАТУРА

Аскеров А. М. Редкие папоротники Кавказа и их охрана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 835—841. — *Белоусов Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. Ф.* Редкие растения СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1979, с. 143—144. — *Бобров А. Е.* Семейство *Osmundaceae* (R. Br.) Kauf., его систематика и география. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 11, с. 1600—1610. — *Бобров А. Е.* Сем. *Osmundaceae* Berchtold et J. Presl — Чистоустовые. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 73. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984, изд. 2-е, перераб. и дополн., т. 2. 295 с. — *Шкляр А. Х.* Календарь природы Белоруссии. Минск: Вышэйшая школа, 1979, с. 31—32. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Broda B., Mowszowiez J.* Przewodnik do oznaczania roslin lecznizych, trujacych i uzytkowych. Warszawa: 1971, p. 79—80. — *Danert S.* Höhere Pflanzen. Leipzig etc: Urania, 1971. 90 S. — *Needon Ch.* Pflanzen und Tiere. Ein Naturführer. Leipzig etc.: Urania, 1971. 45 S.

Брестский государственный педагогический институт.

Получено 19 III 1985.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 58.006 : 502.75 (47+57)

С. А. Дыренков

О ПРИНЦИПАХ ЖЕСТКОЙ РЕЗЕРВАЦИИ ТЕРРИТОРИЙ

S. A. DYRENKOV. PRINCIPLES OF STRICT RESERVATION OF TERRITORIES

Продолжая дискуссию о формах охраны естественных экосистем на заповедных территориях, мы вынуждены защищать принцип жесткой резервации. Только минимизация любого влияния человеческой деятельности в природных, ненарушенных мезо- и макроэкосистемах заповедников может обеспечить получение нативной информации, необходимой для использования в качестве «скользящего нуля» экологического мониторинга.

Два недавних события заставляют меня вернуться к дискуссии об основном принципе заповедного дела: статья В. Г. Мишнева (1984) и выступление на годичной сессии научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Сухуми, 22—27 IV 1985) представителей Кавказского биосферного заповедника М. В. Придни и Р. Н. Семагиной. Одинаковым образом эти крупные специалисты и энтузиасты природоохранной работы подвергли критике принцип абсолютного заповедования территорий. Они призвали отказаться от него, основываясь на негативных фактах односторонних ограничений хозяйственной деятельности в «заповедниках» (специально ставлю в этом случае кавычки и делаю разрядку. — *С. Д.*) или недостаточной изоляции охраняемых экосистем заповедников от влияния, исходящего от смежных интенсивно используемых территорий.

Поскольку доклад Придни и Семагиной «Лесная и высокогорно-луговая растительность Кавказского биосферного заповедника: характеристика и охрана» пока не опубликован, остановлюсь на некоторых положениях аналогичной четко выраженной позиции Мишнева (1984). Он противопоставляет два периода в истории заповедного дела.

В первый период, как он пишет, «считалось, что достаточно изъять из хозяйственного оборота тот или иной участок земли, как природа сама залечит нанесенные ей раны и восстановит прежний „порядок вещей“, поэтому нередко необходимость заповедования той или иной территории возникала в результате резкого оскудения растительного и животного мира, и сам факт заповедования выступал в этом случае в роли „всеисцеляющего“ средства» (Мишнев, 1984: 1106). Во второй период, характеризующийся «более глубоким пониманием задач, стоящих перед службой охраны природы, совершается переход от констатации фактов и общих рассуждений к выработке конкретных рекомендаций по защите объектов живой и неживой природы» (там же). Автору представляется целесообразным во втором периоде активного творчества человека, занявшегося охраной природы, исключить принцип полного заповедования естественных и нарушенных экосистем. Мишнев полагает, что при соблюдении этого принципа во многих случаях возникают «негативные последствия». Какими же фактами и доводами он оперирует? В основном данными из его докторской диссертации (Мишнев, 1982), т. е. описанием бедственного состояния лесов Крымского заповедного охотничьего хозяйства. Картина там, действительно, удручающая. В бывшем (до 1957 г.) Крымском заповеднике «красная дичь» (копытные) уничтожает лес. История Крымского заповедника — это история нерегулируемых взаимоотношений между лесом и дикими животными,

отмечает Мишнев. Это, конечно, не так: регулирование было! Начальным, пусковым моментом зоогенных сукцессий крымских горно-лесных экосистем явилось уничтожение человеком хищников, контролировавших ранее поголовье копытных животных. Дальнейшее постоянное внешнее регулирование выразилось в поддержании сверхвысокой плотности популяции копытных животных (до 60—90 голов на 1 га в «оленьих единицах», удачно введенных Мишневым для количественных оценок) разными способами, в том числе — зимней подкормкой. Где же здесь абсолютно заповедный режим? Современный эколог не может сомневаться в том, что и в отсутствие крупных хищников найдется регулятор размножившихся копытных, уменьшит плотность их популяций в соответствии с уменьшающейся кормовой емкостью угодий, например голодом и эпидемиями. Вслед за такими неприятными событиями может наступить некоторое равновесие в отношениях продуцентов, консументов первого порядка и других компонентов экосистем, но, вероятнее всего, на новом уровне и уже после того, как буковые и дубовые леса окажутся уничтоженными под влиянием воздействий, продолжавшихся десятилетия.

Я вовсе не сторонник того, чтобы дать ход такому развитию событий в Крыму из чисто научной любознательности. Вопрос ставится иначе. Лучше в данном случае откровенно признать нецелесообразными и невозможными выжидание и научное наблюдение естественного хода сукцессий, т. е. неприемлемость при нынешних обстоятельствах абсолютно заповедного режима на данной территории. Ведение культурного лесного, охотничьего и водного хозяйства дало бы все, о чем так беспокоится Мишнев (и мы вместе с ним!): восстановление семенных дубрав на месте старых порослевых, успешное естественное возобновление бука, улучшение структуры популяций благородного оленя с точки зрения качества охотничьих трофеев и, самое главное, устойчивое водоснабжение курортов Южного Берега Крыма, защиту гор от эрозии. Известны средства, которыми можно создать образцы семеннолесосечного хозяйства в буковых лесах Крыма. Можно организовать охрану местообитаний популяций любого из редких растительных и животных видов, сохранить достойные внимания ландшафты (Ена, 1983). Но, конечно, нельзя, ведя хозяйство, иметь такие заповедные экосистемы, которые рассматриваются как «скользящий нуль» в региональном мониторинге биогеоценотического покрова Земли. Нельзя при хозяйственных экспериментах приобретать знания о том, как шли бы сукцессии в горном Крыму в отсутствие, а вернее — *при минимизации вмешательства человека*.

Итак, следует называть заповедники заповедниками, имея в виду, что главное в них — незаменимые информационные ресурсы (Краснитский, 1983, и др.), а все другие случаи, когда речь идет об иных формах охраны растительного мира или отдельных компонентов экосистем без полной резервации, именовать иначе, используя, например, термины официально принятые («Типовые положения. . .», 1981). Вместе с коллегами-единомышленниками я не раз выступал в защиту принципа абсолютного заповедования. Доводы в пользу его соблюдения и соображения, основанные на фактах его осуществимости, продолжают казаться мне убедительными (Дыренков, 1971; Дыренков, Краснитский, 1982; Краснитский, Дыренков, 1978, 1982, и др.). Особое значение для укрепления такой позиции имеют уже состоявшиеся дискуссии, предшествовавшие I Международному конгрессу по биосферным заповедникам (26 IX—2 X 1983, Минск), и документы конгресса (Банников, Второв, 1976; Герасимов и др., 1976; Eilart, 1976; Реймерс, Штильмарк, 1978; Штильмарк, 1984; Исаков, 1984; «UNESCO. MAB report. . .», 1973, «Theses of reports of soviet specialists. . .», 1983, и др.).

Еще раз кратко изложу суть основных идей. Локальные естественные популяции, коренные биоценозы и биогеоценозы небольшой протяженности могут быть сохранены со всей полнотой их генофонда *в условиях щадящего хозяйственного режима*, т. е. там, где влияние человека не выходит за пределы тех природой запрограммированных номеров, по выражению Г. Ф. Морозова (1930), которые были характерны для эволюции голоценовой биоты и в доисторические времена. Сохранившиеся же коренные полночленные экосистемы крупных размеров, в высокой степени репрезентативные основным

биомам Земли, могут и должны быть сохранены как эталоны спонтанной структуры и динамики в целях приобретения новых фундаментальных знаний, в целях регионального и глобального мониторинга только при абсолютном заповедовании значительных по площади территорий и акваторий. Абсолютно заповедный режим не должен исключать действие (в этих случаях) каких-либо природных стихий, например пожаров в тайге. Его применение вовсе не исходит из представлений о полной уравновешенности отношений в природных экосистемах, т. е. упрощенного представления о климаксе.

В своей статье Мишнев избегает изложения и разбора точек зрения оппонентов, несомненно известных ему по прежним дискуссиям. Он утверждает, что «заповедное дело уже переросло те рамки, которые были определены для него принципом полной заповедности, или жесткой резервации территорий» (Мишнев, 1984: 1112). Принцип полной заповедности, или жесткой резервации, территорий никогда не ставил рамок для «неполной заповедности», заказа или других форм охраны природы. Его соблюдение связано с достижением определенных целей и точно адресовано. Жаль, что диалектическое понимание этого принципа недоступно, кажется, некоторым современным экологам. Они предлагают отступать шаг за шагом от краеугольных идей заповедного дела, регулировать отношения в природных экосистемах («ради их сохранения») на основе сегодняшних далеко не полных знаний, «исправлять» одно нарушение другим. Но человек не может брать на себя роль творца спонтанных природных систем, сохранять которые необходимо.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г., Второв П. П. Значение заповедных и непреобразованных территорий в зоогеографических исследованиях. — В кн.: Теоретические и прикладные аспекты охраны природы и охотоведения. М.: Наука, 1976, с. 114—127. — *Герасимов И. П., Израэль Ю. А., Соколов В. Е.* Об организации биосферных заповедников (станций) в СССР. — В кн: Всесторонний анализ окружающей природной среды. Тр. II советско-американского симпозиума. Гонолулу, Гаваи, 20—26 октября 1973 г. Л.: Госметеоиздат, 1976, с. 17—32. — *Дыренков С. А.* Необходимость охраны девственных лесов европейского Севера. — В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука, 1971, с. 202—214. — *Дыренков С. А., Краснитский А. М.* Основные функции заповедных территорий и их отражение в режиме охраны лесных экосистем. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 6, с. 105—114. — *Ена В. Г.* Заповедные ландшафты Крыма. Симферополь: Таврия, 1983. 128 с. — *Исаков Ю. А.* Что представляют собой биосферные заповедники? — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 4, с. 20—26. — *Краснитский А. М.* Проблемы заповедного дела. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 191 с. — *Краснитский А.М., Дыренков С. А.* О необходимости разделения двух функций заповедных территорий. — В кн. Тез. докл. VI делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 20. — *Краснитский А. М., Дыренков С. А.* Сравнительная оценка луговых и степных экосистем, формирующихся при косимом и некосимом режимах заповедной охраны. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 102—110. — *Мишнев В. Г.* Эколого-фитоценотические особенности и пути воспроизводства буковых лесов Крыма. — Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1982. 56 с. — *Мишнев В. Г.* Заповедники и принципы жесткой резервации территории. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1106—1112. — *Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. М.; Л.: Гос. изд-во, 1930. 440 с. — *Пузаченко Ю. Г., Звенигородская М. Э.* Концепция биосферных заповедников в программных документах МАВ и географические принципы их выделения. — В кн.: Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пущино, 1982, с. 46—64. — *Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р.* Особо охраняемые природные территории. М.: Мысль, 1978. 296 с. — *Типовые* положения о государственных заповедниках, памятниках природы, ботанических садах и дендрологических парках, зоологических парках, заказниках и природных национальных парках. Утверждены постановлением Госплана СССР и ГКНТ от 27 апреля 1981 г., № 77/106. М., 1981. 30 с. — *Штильмарк Ф. Р.* Заповедники и заказники. М.: Физкультура и спорт, 1984. 144 с. — *Eilart J.* Man, ecosystems and culture. Tallin: Periodica, 1976. 100 p. — *UNESCO* MAP report series, N 12. Expert panel on projekt 8. Conservation of natural areas of the genetic material they contain. Norges, 25—27 Sept. 1973. 241 p. — *Theses* of reports of soviet specialists at poster session. — In: 1st International biosphere reserve Congress. Minsk, 26 Sept.—2 Oct. 1983. 58 p.

Ленинградский
государственный педагогический институт
им. А. И. Герцена.

Получено 11 XI 1984.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 0.91.58

А. В. Положий

ПЕРВЫЙ ЦЕНТР БОТАНИЧЕСКОЙ НАУКИ В СИБИРИ
(к 100-летию Гербария им. П. Н. Крылова в Томском университете)

A. V. POLOZHIY. THE FIRST CENTRE OF BOTANICAL SCIENCE IN SIBERIA (TOWARDS THE 100TH ANNIVERSARY OF P. N. KRYLOV HERBARIUM AT THE TOMSK UNIVERSITY)

В августе 1985 г. исполнилось 100 лет со времени основания Гербария в Томском университете.

Для создания ботанического музея (Гербария) и ботанического сада в открывающемся первом в Сибири университете был приглашен из Казанского университета молодой ботаник Порфирий Никитич Крылов, который уже приобрел известность как способный и целеустремленный исследователь.

П. Н. Крылов с энтузиазмом согласился работать в Сибири, заняться изучением природного растительного покрова этой обширнейшей, почти не изученной в ботаническом отношении территории. Он поставил перед собой цель создать в Томском университете фундаментальную научную базу для глубокого и разностороннего изучения флоры и растительности. Такой базой должен был стать Гербарий с богатыми коллекциями растений и необходимой научной литературой.

Крылов тщательно, до деталей продумал структуру будущего Гербария, разработал оригинальный способ оформления и хранения коллекций, обеспечивающий удобство пользования ими и надежную сохранность гербарных образцов. Был принят единый формат гербарного листа, однотипный способ монтировки растений и этикетирования. Для хранения гербария использовались специальные гербарные коробки, снабженные этикетками с названиями хранящихся в них видов растений и помещаемые в шкафы. По такой системе обрабатывались все поступающие в Гербарий коллекции. По способу обработки и хранения коллекций Гербарий Томского университета долгое время был уникальным.

С первых же лет организации Гербария при нем начала комплектоваться специальная библиотека, были приобретены труды К. Линнея, А. Энглера, А. П. Де-Кандолля, И. Г. Гмелина, П. С. Палласа, К. Ф. Ледебура и др.

Крылов ежегодно проводил экспедиционные исследования вначале в Томской губернии и на Алтае, позднее — по всей Западной Сибири, из которых поступали богатые коллекции в Гербарий. Он сумел заинтересовать и привлечь к гербаризации растений местной флоры многих сельских учителей и врачей, ставших постоянными коллекторами Гербария. Одновременно он организовал обмен коллекциями с отечественными и зарубежными Гербариями.

Первоочередной задачей, которую поставил перед собой Крылов было составление на основе оригинальных материалов «Флоры Алтая и Томской губернии» — первого на русском языке флористического труда по крупному региону Сибири с ключами для определения видов, подробной характеристикой ареалов и экологии каждого из них.

В 1914 г. издание «Флоры Алтая и Томской губернии» в 7 томах было завершено, автор за этот труд был награжден Российской Академией наук премией имени К. Бэра.

Научные интересы Крылова не ограничивались флористическими исследованиями. Он заложил основы ботанико-географического изучения Сибири. Труды Крылова по интерпретации липового леса в предгорьях Кузнецкого Алатау как формационного реликта третичного времени (1891), о происхождении тайги (1898), об эндемизме флоры Алтая (1903), о границе между лесной и степной областями (1915), разработка схемы ботанико-географического районирования Сибири (1915) и другие внесли крупный вклад в познание современных закономерностей распределения и истории формирования растительного покрова Сибири. Крылов всегда уделял внимание и сбору сведений о практически ценных растениях, особенно видах, применяемых в народной медицине.

В 1888 г. в Томском университете был создан медицинский факультет, при нем открыта кафедра ботаники, которой стал заведывать приехавший из Казани профессор С. И. Коржинский. Он активно включился в исследования, проводимые на базе Гербария, но проработал только 4 года, так как был приглашен на должность главного ботаника Императорского ботанического сада в Петербурге.

С 1893 г. заведующим кафедрой ботаники стал В. В. Сапожников — физиолог растений, ученик К. А. Тимирязева. В Томске под влиянием Крылова он с большим увлечением занялся ботанико-географическими исследованиями на Алтае, в Монголии и горных районах Средней Азии. Из экспедиций, предпринятых Сапожниковым, в Гербарий поступали ценные коллекции высокогорных растений. Его труды (Сапожников, 1897, 1901, 1918 и др.) внесли много нового в познание растительного покрова высокогорий южной Сибири.

В Томском университете Крылов создал первую в Сибири научную ботаническую школу. Начало ее формирования относится к 1908—1914 гг., когда в Гербарии стали систематически работать с коллекциями и ботанической литературой, а также участвовать в экспедициях некоторые студенты медицинского факультета университета, химического и геологического факультетов Томского технологического института, слушательницы Высших сибирских женских курсов. Работая под руководством Крылова и Сапожникова, они приобретали фундаментальные знания и навыки научно-исследовательской работы. Особенно выделялись своей увлеченностью ботаникой и целеустремленностью Б. К. Шишкин, В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская, Л. А. Уткин, Е. В. Никитина.

Значительно большую интенсивность и разносторонность приобрела деятельность Гербария Томского университета после Великой Октябрьской революции.

Перед ботаниками Сибири встали ответственные народно-хозяйственные задачи, связанные с реконструкцией сельского хозяйства и освоением природных растительных ресурсов.

С 1921 г. штатным сотрудником Гербария стала Сергиевская, ассистентом кафедры ботаники — Ревердатто, а с 1925 г., после смерти Сапожникова, заведующим кафедрой ботаники был назначен Шишкин.

Кафедра ботаники стала профилирующей, в 1925 г. из нее выделилась кафедра геоботаники во главе с Ревердатто, одна из первых в нашей стране.

В Гербарии под руководством Крылова сформировался активно работающий коллектив из квалифицированных сотрудников-ботаников и студентов.

Экспедиционными исследованиями была широко охвачена территория Западной Сибири. Крылов при участии Сергиевской и Шишкина приступил к составлению второго фундаментального флористического труда — многотомной «Флоры Западной Сибири», которая начала выходить в свет с 1927 г.

Ревердатто возглавил проведение флористических и геоботанических исследований в Приенисейской Сибири; Шишкин организовал поиск перспективных дубильных, эфирно-масличных и других ценных для практики растений в Горном Алтае. Уткин занялся изучением растений, применяемых в народной медицине Сибири. С 1927 г. стали издаваться «Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета», где публиковались описания новых видов и короткие статьи по систематике высших растений флоры Сибири.

В 1931 г. Томский университет и ботаническая наука понесли тяжелую утрату — скончался глава сибирских ботаников Крылов. В этом же году был приглашен для участия в составлении «Флоры СССР» и переехал в Ленинград

Шишкин, но в Гербарии остались ученики Крылова — Сергиевская, которая была назначена заведующей Гербарием, и Ревердатто. Подрастало и следующее поколение ботаников «крыловской» школы.

При жизни Крылова вышли в свет 6 томов «Флоры Западной Сибири», работой по составлению и изданию следующих 6 томов занялась Сергиевская. Одновременно она приступила к изучению флоры Забайкалья.

Ревердатто, продолжая вместе со своими учениками исследования флоры и растительности Приенисейской Сибири, особое внимание стал уделять проблеме генезиса флоры (Ревердатто, 1934, 1940).

В годы Великой Отечественной войны перед ботаниками Томского университета была поставлена важная задача оборонного значения: требовалось изыскать во флоре Сибири новые источники лекарственного сырья, поскольку районы, где ранее сосредоточивалась его заготовка, были оккупированы фашистской Германией.

Ревердатто вместе с известными томскими учеными — фармакологом Н. В. Вершининым и терапевтом-клиницистом Д. Д. Яблоковым — организовал комплексные поисковые исследования. Материалы Гербария служили основой для прогнозирования поисков, выяснения распространения лекарственных растений, определения районов возможной заготовки лекарственного сырья. Эта работа была выполнена очень успешно за короткий срок и удостоена Государственной премии.

На протяжении полувека Гербарий Томского университета был единственным центром развития ботанической науки в Сибири.

В 1943 г. в Новосибирске начал создаваться Западно-Сибирский филиал АН СССР. Для организации в его системе Медико-биологического института был приглашен Ревердатто, который ряд лет был директором этого института. Томские ботаники — впоследствии известные сибирские ученые А. В. Куминова, К. А. Соболевская — внесли крупный вклад в развитие ботанических исследований в Западно-Сибирском филиале (позднее Сибирское отделение АН СССР).

Некоторые представители «крыловской» ботанической школы, созданной на базе Гербария Томского университета, стали крупными учеными и организаторами ботанической науки за пределами Сибири. К ним относятся член-корреспондент АН СССР Шишкин, член-корреспондент АН УССР Е. Н. Кондратюк, профессор Уральского университета, один из основоположников работ по озеленению промышленных золоотвалов В. В. Тарчевский.

В Гербарии им. П. Н. Крылова продолжались работы по исследованию флоры Приенисейской Сибири (Ревердатто, 1947, 1960; Положий, 1964, 1965, 1972; Положий и др., 1976); изучался растительный покров Забайкалья (Сергиевская, 1951, 1959, 1964).

В 1964 г. было завершено издание «Флоры Западной Сибири» в 12 томах (Крылов, 1927—1949; Сергиевская, 1961—1964). Опубликованы 4 выпуска «Флоры Забайкалья» (Сергиевская, 1966—1972). В 1983 г. вышел последний выпуск многолетнего коллективного труда — «Флора Красноярского края» (1960—1983). Периодически продолжают издаваться «Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета» (последний выпуск опубликован в 1985 г.).

С 1968 г. Гербарий вновь активно включился в исследования лекарственных растений. В комплексе с лабораторией растительных ресурсов Научно-исследовательского института биологии и биофизики, созданного при Томском университете, выполняется работа по теме «Флора Сибири как источник лекарственного сырья». Проведено детальное картирование на территории Сибири видов лекарственных растений, применяемых в научной медицине СССР («Атлас ареалов. . .», 1976).

В настоящее время коллектив Гербария Томского университета принимает участие в большой работе по составлению «Флоры Сибири», которая необходима как научная основа для оценки потенциала практического использования и разработки путей охраны всего генофонда флоры Сибири, а также для изучения генезиса современной флоры на территории Сибири.

Завершается работа по анализу высокогорной флоры Алтая. Изучаются крупные родовые комплексы во флоре Сибири. Совместно с лабораторией растительных ресурсов проводятся работы по изучению биологии ценных лекарственных и пищевых растений, их природных популяций с целью разработки оптимальных режимов их использования.

За счет материалов, поступающих из ежегодных ботанических экспедиций Томского университета и в порядке обмена с отечественными и многими зарубежными Гербариями, коллекции Гербария им. П. Н. Крылова продолжают обогащаться. Общий объем их значительно превышает 400 тыс. гербарных листов. Наиболее полно представлена флора Сибири; имеются обширные коллекции растений из всех республик Средней Азии, Казахстана, европейской части СССР, Дальнего Востока. Хранятся коллекции, полученные из многих зарубежных Гербариев: из большинства стран Западной Европы, Японии, Китая, США, Канады, Новой Зеландии и др. Гербарий типов включает 112 видов, описанных с территории Сибири.

Богатый дублетный фонд Гербария, кроме обмена, используется для шефской помощи научно-производственным организациям, музеям, заповедникам, а также новым сибирским университетам.

Система хранения коллекций, принятая основателем Гербария Крыловым, строго соблюдается до настоящего времени и обеспечивает хорошую сохранность растений (имеются образцы, собранные в 1880 г.) и возможность быстрого нахождения любого вида.

Библиотека Гербария насчитывает 12.5 тыс. изданий, она систематически пополняется отечественной литературой и главным образом путем обмена — иностранной. Разработана система каталогов литературы: общий алфавитный, по разделам науки, по названиям родов растений, каталоги библиографической литературы и авторефератов диссертаций.

Научные материалы Гербария им. П. Н. Крылова, его специальная библиотека широко используются не только ботаниками, но и географами, специалистами в области охраны природы, сельского и лесного хозяйства, здравоохранения, многих научно-исследовательских институтов и университетов страны.

Гербарий Томского университета активно участвует в подготовке кадров ботаников, в нем созданы все необходимые условия для работы аспирантов, самостоятельной работы студентов. Материалы, накопленные в Гербарии, позволяют получить достаточно полное представление об изменениях растительного покрова Сибири, которые произошли за последние сто лет. Разносторонняя научная ценность коллекций старейшего сибирского Гербария со временем будет все более возрастать.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: Изд-во ГУГК, 1976. 340 с. — *Крылов П. Н.* Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск, 1891. 40 с. — *Крылов П. Н.* Тайга с естественно-исторической точки зрения. Томск, 1898. 15 с. — *Крылов П. Н.* Эндемизм алтайской флоры. — Изв. рус. географ. о-ва, 1903, с. 1—3. — *Крылов П. Н.* К вопросу о колебании границы между лесной и степной областями. Петроград, 1915. 49 с. — *Крылов П. Н.* Очерк растительности Сибири. Томск, 1919. 24 с. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск, 1927—1949. Тт. 1—11. — *Положий А. В.* Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири. — Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1964, вып. 1, № 4, с. 3—11. — *Положий А. В.* Эколого-географический анализ семейства бобовых во флоре Средней Сибири. — Учен. зап. Том. ун-та, 1965, № 51, с. 39—48. — *Положий А. В.* К познанию истории современных флор в Приенисейской Сибири. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 136—144. — *Положий А. В., Мальцева А. Т., Смирнова В. А.* Анализ флоры Приенисейских островных степей. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 910—925. — *Ревердатто В. В.* Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. — Тр. Том. ун-та, 1934, т. 86, с. 1—8. — *Ревердатто В. В.* Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. — Сов. ботаника, 1940, № 2, с. 48—64. — *Ревердатто В. В.* Флорогенетические этюды о сибирских злаках. — Бот. журн., 1947, т. 32, № 6, с. 254—263.— *Ревердатто В. В.* Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры. — В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960, ч. 1—2, с. 111—129. — *Сапожников В. В.* По Алтаю. Томск, 1897. 127 с. — *Сапожников В. В.* Катунь и ее истоки. Томск, 1901. 271 с. — *Сапожников В. В.* Растительность Зайсанского уезда. Томск, 1918. 375 с. — *Сергиевская Л. П.* Степи Бурят-Монголии. —

Тр. Том. ун-та, 1951, т. 116, с. 217—279. — *Сергиевская Л. П.* Танацетовые степи Забайкалья. Изв. Том. отд. Всес. бот. о-ва, 1959, № 4, с. 41—49. — *Сергиевская Л. П.* Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та. Т. 12. 1961, ч. 1; 1964, ч. 2. — *Сергиевская Л. П.* Очерк растительности Нерчинских степей. — Изв. Том. отд. Всес. бот. о-ва, 1964, № 5, с. 41—47. — *Сергиевская Л. П.* Флора Забайкалья. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1966—1972, вып. 1—4. — *Флора* Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1960—1983. Тт. 1—10.

Томский государственный университет.

Получено 11 V 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58.006 : 502.75 (497.2)

Червена книга на НР България. — София, 1984. 446 с. Т. 10 000. (Красная книга Народной Республики Болгарии. 1984)

I. S. SAFAROV. THE RED BOOK OF PEOPLE'S REPUBLIC OF BULGARIA. 1984

В настоящий момент в связи с возрастающим антропогенным воздействием на природу особую актуальность приобрела проблема охраны природы, ее ценнейшего генетического фонда. Издание «Красных книг» как в нашей стране, так и за рубежом оказывает эффективную помощь научным учреждениям, природоохранительным органам и широкой общественности в охране редких и исчезающих видов растений и животных. Сохранение в составе флоры и фауны ныне существующих редких видов приобрело общегосударственное значение.

Вопросы охраны природы в Болгарии всегда находились в центре внимания научной общественности и правительственных органов. Ярким проявлением этого является недавно вышедшая в свет Красная книга (том 1 «Растения», София, 1984). Объем книги — 446 с., имеются резюме на русском и английском языках. Ее издание осуществлено по распоряжению Совета Министров Народной Республики Болгарии. Инициаторы издания — Научно-координационный центр по охране и воспроизводству окружающей среды, Академия наук НРБ и Комитет по охране природной среды при Совете Министров НРБ.

В состав главной редакционной коллегии входят известные ученые НРБ — академик М. Даков (гл. редактор), профессор С. Недялков (зам. гл. редактора), В. Велчев, Б. Ботев, М. Маринов, Н. Пешов, И. Бондев и другие; весь коллектив мы можем поздравить с большой удачей — успешным завершением важной работы.

Книга посвящена 1300-й годовщине со дня основания Болгарского государства и 40-й годовщине Социалистической революции в Болгарии.

Красная книга НРБ имеет целью сохранение ценного генетического фонда флоры и фауны страны, использования его в интересах развития науки и производства. Естественная флора НРБ содержит 3560 видов высших растений, относящихся к 861 роду и 143 семействам. В Красную книгу включены 763 вида высших растений, относящихся к 431 роду. Наибольшее число видов, включенных в Красную книгу, принадлежит к родам *Alchemilla* (19), *Verbascum* (20), *Centaurea* (13), *Viola* (13). На долю сем. *Asteraceae* приходится 76 родов, *Apiaceae* — 56, *Fabaceae* — 61, *Rosaceae* — 43. Из числа занесенных в Красную книгу НРБ 124 вида — эндемики флоры страны и 105 — эндемики Балканского полуострова. Обилие включенных в Красную книгу родов и видов обусловлено числом указанных родов в составе флоры страны и насыщенностью ее флоры эндемичными растениями.

По жизненным формам виды распределяются следующим образом: деревья — 18, кустарники — 47, полукустарники — 12, многолетние травы — 564, однолетние травы — 122. Включенные в Красную книгу виды могут быть отнесены к трем категориям: исчезнувшие, находящиеся под угрозой исчезновения и редкие. Число видов, входящих в каждую категорию, составляет соответственно 31, 158, 574.

В начале книги подробно характеризуются флористические районы НРБ, принятые для флоры страны. Приложены две карты, на одной из них показаны

флористические районы (20), на другой — охраняемые территории НРБ (180). Наряду с охраной отдельных редких видов очень важно сохранить территории, занятые оригинальными фитоценозами.

Главное содержание Красной книги составляет характеристика включенных в нее видов растений (с. 21—402). Для каждого вида даются латинское и болгарское названия, наименование семейства, распространение, местообитание, размножение, отрицательно действующие факторы, необходимые меры охраны. На многочисленных картах отмечены ареалы видов, включенных в книгу. Книга прекрасно иллюстрирована рисунками растений, выполненными Ф. Влаевым. В конце книги приводятся алфавитный указатель растений на болгарском и латинском языках, а также список авторов, участвовавших в ее составлении. Авторы совершенно справедливо отмечают, что в условиях мощного развития сельского хозяйства страны, ее промышленности, культурного строительства, туризма, оказывающих отрицательное влияние на природу, создание Красной книги приобретает особую актуальность. В связи с необходимостью изучения процессов воспроизведения редких и исчезающих видов в книге указываются сроки цветения, плодоношения и степень возобновления растений. Заслуживает внимания признание необходимости создания семенного банка при Институте ботаники и Ботаническом саде АН НРБ. Следует отметить высокое полиграфическое качество иллюстративного материала, особенно цветных фотографий, данных в Приложении к книге.

Заслуживает внимания тот факт, что некоторые виды растений, занесенные в Красные книги нашей страны (СССР и региональных), включены также в Красную книгу НРБ. В заключение отметим, что при характеристике общегеографического распространения ряда видов допущены неточности. Например, не указано наличие *Platanus orientalis* (с. 152) в Закавказье и Средней Азии, хотя он сохранился во многих пунктах этих регионов, образуя приречные леса, аналогичные болгарским. То же самое можно отметить относительно *Ficus carica* (с. 89), который широко распространен в лесах Закавказья и Средней Азии. При описании общего распространения *Taxus baccata* (с. 29) не указан Кавказ, где он является одним из довольно широко распространенных видов. Отмеченные упущения не умаляют высоких достоинств Красной книги НРБ, являющейся серьезным вкладом в дело охраны природы, редких и ценных видов флоры страны.

И. С. Сафаров.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 19 XII 1984.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (470.22) 58 (208)

СОБРАНИЕ КАРЕЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВБО, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАМЯТИ Н. И. ПЬЯВЧЕНКО

T. A. MAKSIMOVA. THE MEETING OF THE CARELIAN BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN MEMORY OF N. I. PYAVCHENKO

18 XII 1984 Карельское отделение ВБО совместно с членами отделения Всесоюзного общества почвоведов (ВОП) провело общее собрание, посвященное памяти Николая Ивановича Пьявченко (1902—1984). Перед началом заседания был показан фильм о встрече Н. И. Пьявченко со школьниками — слушателями Малой лесной академии.

В докладе «Вклад Н. И. Пьявченко в развитие советского болотоведения» **О Л. Кузнецов** рассказал о его трудном, но плодотворном пути в науку. Пьявченко лично обследовал болота многих районов СССР: лесостепи, европейского севера, Западной Сибири, Карелии, Кольского п-ова, но особенно большую научную ценность имели организованные им биогеоценотические стационарные исследования болот в Сибири и в Карелии.

Доклад о заслугах Пьявченко в развитии лесоосушительной мелиорации прочитала **В. М. Медведева.** Работа Пьявченко в этой области, в частности по типологии лесных болот, является теоретической основой лесоосушения.

Р. М. Морозова (председатель Карельского отделения ВОП) охарактеризовала деятельность Пьявченко в Обществе почвоведов. Она особенно отметила высокий научный уровень организации и проведения экскурсии для членов X Международного почвенного конгресса в 1974 г.

А. И. Михкиев рассказал о научно-организационной и общественной работе Пьявченко.

К. А. Андреев отметил, что Пьявченко много времени посвящал охране природы, активно содействовал организации в Карелии заказников и Костомукшского заповедника.

В. Д. Лопатин подчеркнул большие организаторские способности Пьявченко, которые он проявил на посту председателя президиума Карельского филиала АН СССР.

Т. А. Максимова.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск.

Получено 22 II 1985.

НОВАЯ КОМИССИЯ ВБО

NEW COMMISION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

При микологической секции ВБО создана комиссия по изучению и использованию шляпочных грибов. 19 III 1985 новая комиссия утверждена Президиумом ВБО.

Созданная комиссия послужит объединению специалистов, объектом изучения которых являются шляпочные грибы, расширит возможности для научных контактов, обсуждения научных результатов, обмена опытом использования различных методов в работе, координации исследований, сближения теоретических и прикладных проблем агарикологии, а также будет содействовать пропаганде научных знаний.

Предполагаемый круг интересов комиссии:

1. Систематика и эволюция шляпочных грибов.
2. Флористика, география и экология шляпочных грибов.

3. Биохимия шляпочных грибов.

4. Шляпочные грибы как объект биотехнологии (кроме промышленного выращивания съедобных грибов).

5. Съедобные и ядовитые грибы, редкие грибы как объект охраны.

Основные формы работы комиссии:]

1. Проведение рабочих совещаний, заседаний с обсуждением докладов.
2. Оперативный обмен информацией.
3. Организация экскурсий для совместной работы в поле.
4. Организация выставок грибов.
5. Написание популярных руководств и справочников по съедобным и ядовитым грибам, по охране редких грибов; другая популяризаторская деятельность.

Председателем комиссии выбран Александр Елисеевич Коваленко (197 022, Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2. БИН АН СССР, Отдел микологии и лихенологии, тел. 234-84-72 (с.), 530-31-61 (д.).

Заместитель председателя — Эмма Леонидовна Нездойминого (197 022, Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2. БИН АН СССР, Отдел микологии и лихенологии, тел. 234-84-72).

Ученый секретарь — Ольга Александровна Сивочуб (197 022, Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2. БИН АН СССР, лаборатория биохимии грибов, тел. 234-84-30).

В 1985 г. проведено первое заседание комиссии, на котором заслушан и обсужден доклад Э. Л. Нездойминого «Паутинниковые грибы (состояние изученности и перспективы использования)».

Начато формирование библиотеки комиссии.

На 1986 г. намечено I рабочее совещание комиссии, посвященное 80-летию со дня рождения Б. П. Василькова, на котором планируется обсудить вопросы терминологии и провести школу по технике микроскопирования, а также организовать экскурсии для совместного сбора и определения грибов. Планируются также 4—5 заседаний комиссии, на которых будут обсуждаться доклады В. И. Шубина, Ю. П. Черотченко, Л. В. Гарибовой, Л. Ф. Горового и других микологов, посвященные методическим, теоретическим и практическим вопросам экологии, биохимии, систематики и эволюции шляпочных грибов. Намечаются также проведение выставки грибов в Ленинграде и другие мероприятия.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

ПО ПОВОДУ ЗАМЕТКИ С. С. ХАРКЕВИЧА, ОПУБЛИКОВАННОЙ В «БОТАНИЧЕСКОМ ЖУРНАЛЕ» (т. 60, № 5 за 1975 г.)

LASSEN P. ON THE OCCASION OF THE NOTE BY S. S. CHRARKEVICH PUBLISHED IN THE «BOTANICHESKYI JOURNAL» (1975, VOL. 60, № 5)

В № 5 т. 60 «Ботанического журнала» за 1975 г. была опубликована заметка С. С. Харкевича о роде *Amsinckia* в СССР. В ней *A. menziesii* приводится как новый вид и род для флоры СССР. Я изучил этот род в систематическом и номенклатурном отношениях, особенно в связи с его интродукцией в скандинавские страны, и могу дать о нем следующий комментарий.

Из хорошо выполненного рисунка (см. с. 697 заметки Харкевича), можно ясно видеть, что данный вид является *A. micrantha* Suksdorf (Bot. Monatschrift, 1900, Bd 18, S. 134; тип из Вашингтона, WS). Это один из видов, обычно рассматриваемых под ошибочным названием *A. menziesii* (Lehm.) Nels. Macbr. Данное название лучше вообще не применять, так как оно неправильно использовалось уже тогда, когда его предложили A. Nelson и J. F. Macbride (1916: 34), ибо тип его на самом деле — это *A. Pycopsoides* Lehm.

На территории СССР имеются более ранние находки рода *Amsinckta*, 28 IX 1928, V. Erkamo. Эти сборы были опубликованы J. Suominen (1979: 67) как *A. intermedia*.

Suominen считает, что этот вид был занесен с рожью из Северной Америки. Я видел образец из гербария Хельсинского университета (H): это *Amsinckia lycopsoides* Lehm. — самый обычный для Скандинавии вид рода в первой половине нашего столетия.

ЛИТЕРАТУРА

Харкевич С. С. Amsinckia Lehm. (семейство *Boraginaceae*) — новый род флоры СССР. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 5, с. 696—698. — *Nelson A., Macbride J. F.* Western plant studies. III. — Bot. Gaz., 1916, vol. 61, p. 30—47. — *Suominen J.* The grain immigrant flora of Finland. — Acta Bot. Fenn., 1979, N 111.

Пер Лассен,
Куратор гербария ботанического музея
Лундского университета.
Швеция.
Получено 10 XII 1985.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

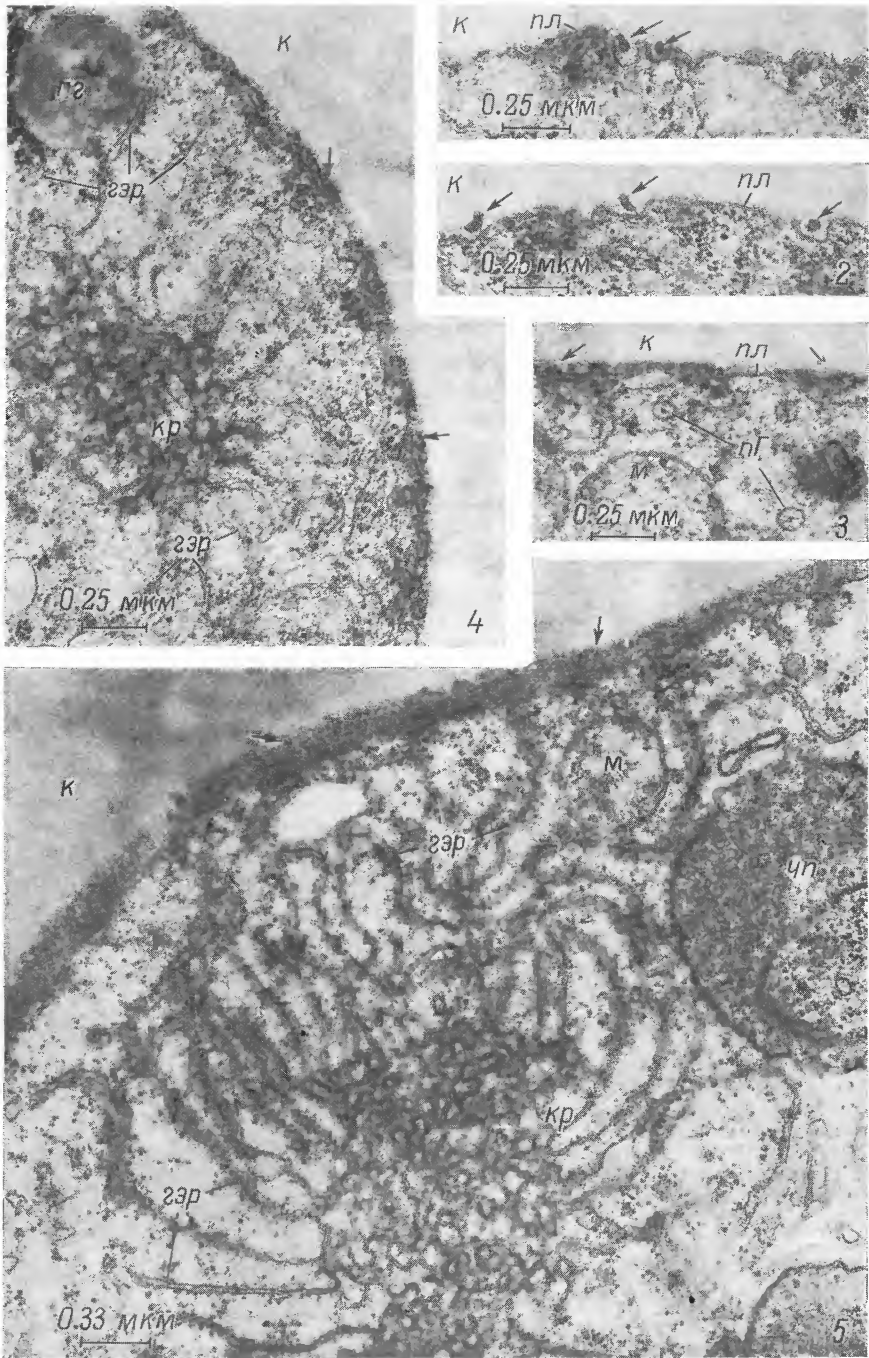


Таблица I. Начало заложения примэкзинового матрикса в микроспорах *Michelia fuscata*.

1, *2* — появление за плазмалеммой первых пузырьковидных единиц примэкзинового матрикса с палочковидными тельцами внутри (*стрелки*); *к* — каллозная оболочка тетраспоры, *пл* — плазмалемма; *3* — пузырьки Гольджи (*пГ*) в периферической цитоплазме, содержащие материал, сходный с отложенным за плазмалемму (*стрелки*); *м* — митохондрия; *4* — появление непрерывного слоя примэкзинового матрикса на поверхности плазмалеммы, состоящего из отдельных единиц (тафтов — *стрелки*); *лг* — липидная глобула, *кр* — агрегат эндоплазматического ретикулума типа кольчуги (кольчужный ретикулум), *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *5* — 3—4-слойный примэкзиновый матрикс более развитой микроспоры (*стрелки*); *чп* — чашевидная пластида.

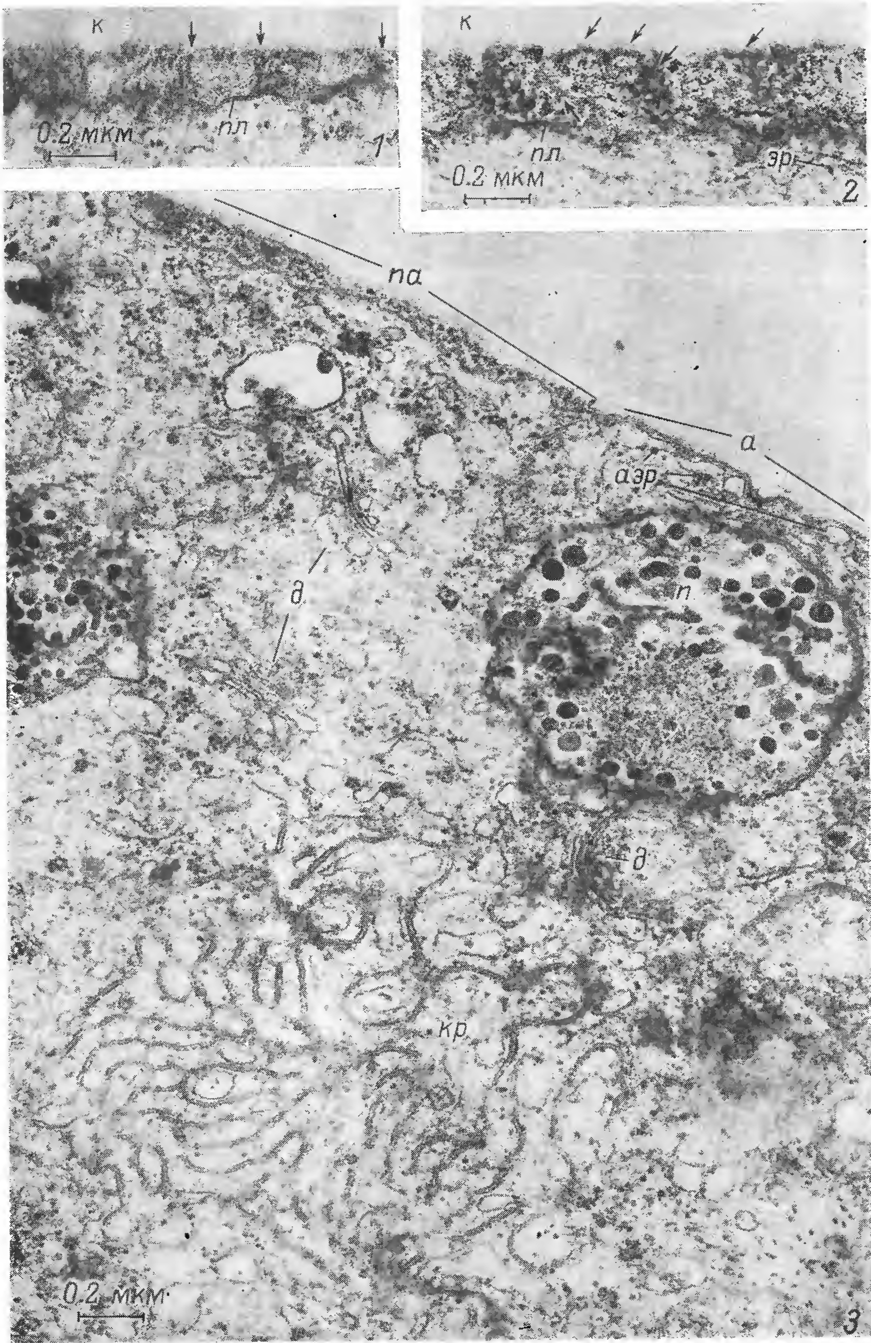


Таблица II. Начало дифференциации примэкзинового матрикса микроспор *Michelia fuscata*.

1 — появление радиальных тяжей серого аморфного вещества между группами единиц матрикса (*стрелки*) (поперечный срез); *2* — серое аморфное вещество окружает поверхностные единицы примэкзинового матрикса и заполняет промежутки между группами нижележащих пузырьковидных единиц (*стрелки*); *3* — апертурный (*а*) и предапертурный (*па*) районы оболочки микроспоры и кортикальная цитоплазма; *д* — диктиосома, *п* — пластида, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум; остальные обозначения, как в табл. I.

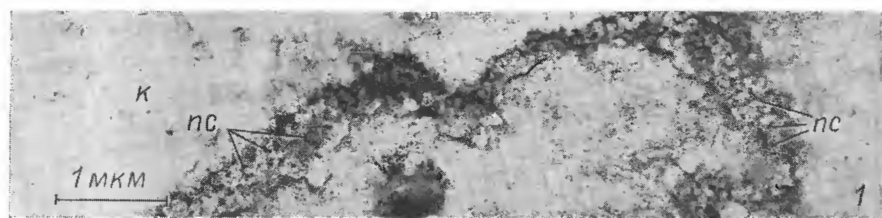
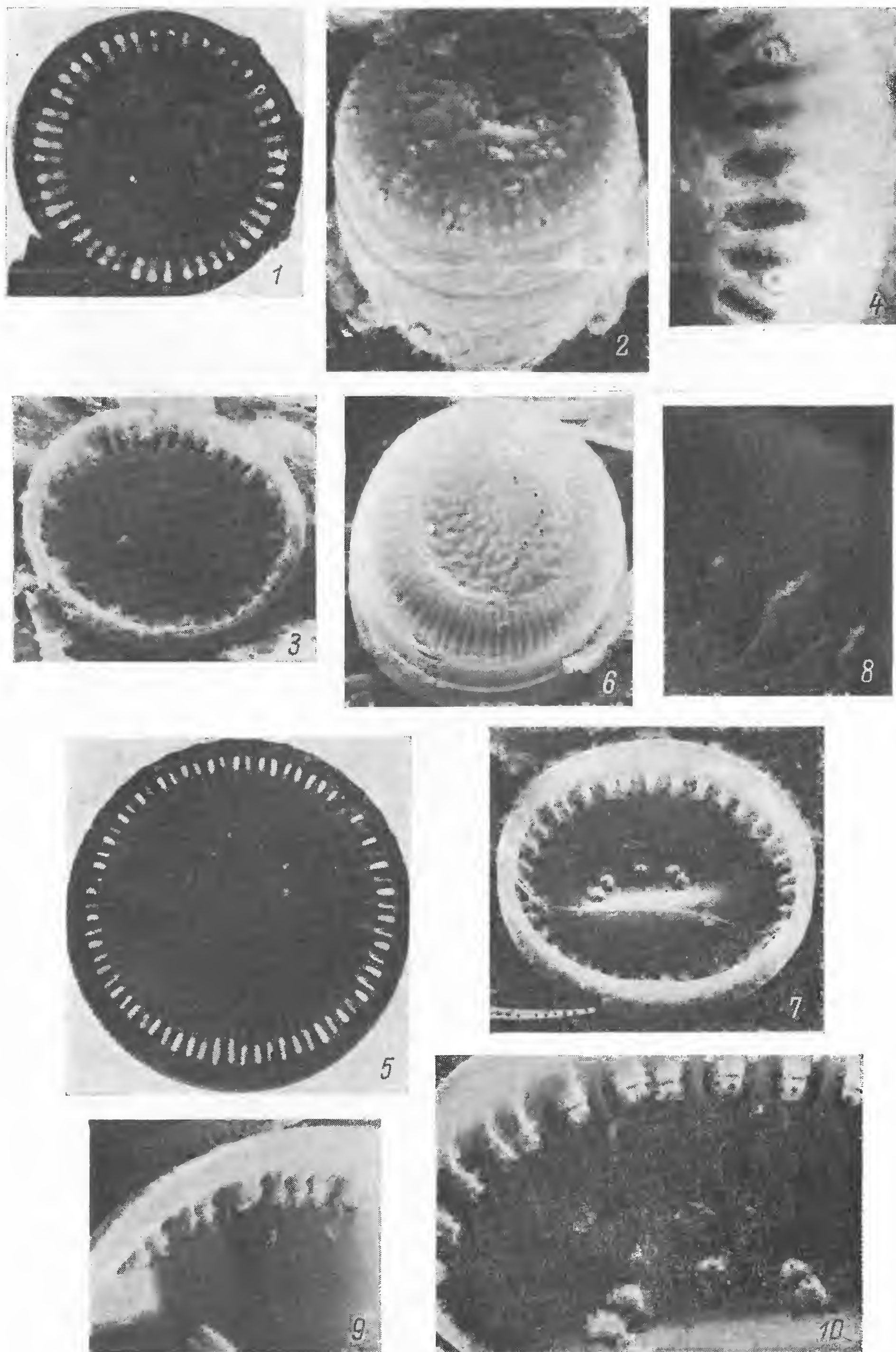


Таблица III. Дальнейшая дифференциация примэкзинового матрикса микроспор *Michelia fuscata*: образование простолбиков (1, тангенциальный срез) и протектума (2, поперечный срез).

в — вакуоль; *оо* — одномембранное образование, связанное с липидной глобулой; *пр* — просвет между плазмалеммой и примэкзиной; *пс* — простолбик; *пт* — протектум; остальные обозначения, как в табл. I и II.

Таблица IV. Заложение подстилающего слоя эктэкзины и ламелл эндэкзины в начале посттетрадного периода у *Michelia fuscata*.

1 — появление ворсинковидных эвагинаций плазмалеммы (*эпл*), *пз* — пузырьки у плазмалеммы, *т* — тектум, *с* — столбик; *2* — область ломасом плазмалеммы (*ло*); *3* — первая формирующаяся ламелла (*л*) эндэкзины в пространстве между плазмалеммой и белой линией центральной ламеллятности (*блцл*); *псл* — подстилающий слой эктэкзины; *4* — возможный механизм образования ламелл эндэкзины: от *эпл* через отшнуровывание этих эвагинаций, размыкание мембранных пузырьков (*рпз* и *стрелки*) и объединение отрезков мембран в ламеллу; *лэ* — ранее образованные ламеллы эндэкзины с четковидными профилями (неравномерное отложение спорополленина); *5* — внутренний край тапетальной клетки на средней тетрадной стадии: заложение проорбикул (*по*) между плазмалеммой и первичной фибриллярной оболочкой (*фо*); *ов* — осмиофильное вещество, *цтк* — цитоплазма тапетальной клетки; *6* — формирование орбикул по краю тапетальной клетки и складка спородермы в области борозды микроспоры: *цм* — цитоплазма микроспоры, *о* — орбикула, *псо* — полисома. Остальные обозначения, как в табл. I.



Таблица

1—4 — *Cyclotella caspia*; *5—10* — *C. affinis* (*1*, *5* — створка, *2*, *6* — панцирь, *3*, *7* — структура и расположение структурных элементов на внутренней поверхности створки, *4*, *9* — положение краевых подпертых выростов и двугубого выроста, *8* — положение двугубого выроста, *10* — расположение краевых и центральных подпертых выростов).
1, *5* — ТЭМ; *2—4*, *6—10* — СЭМ; шкала: 1—10=1 мкм.

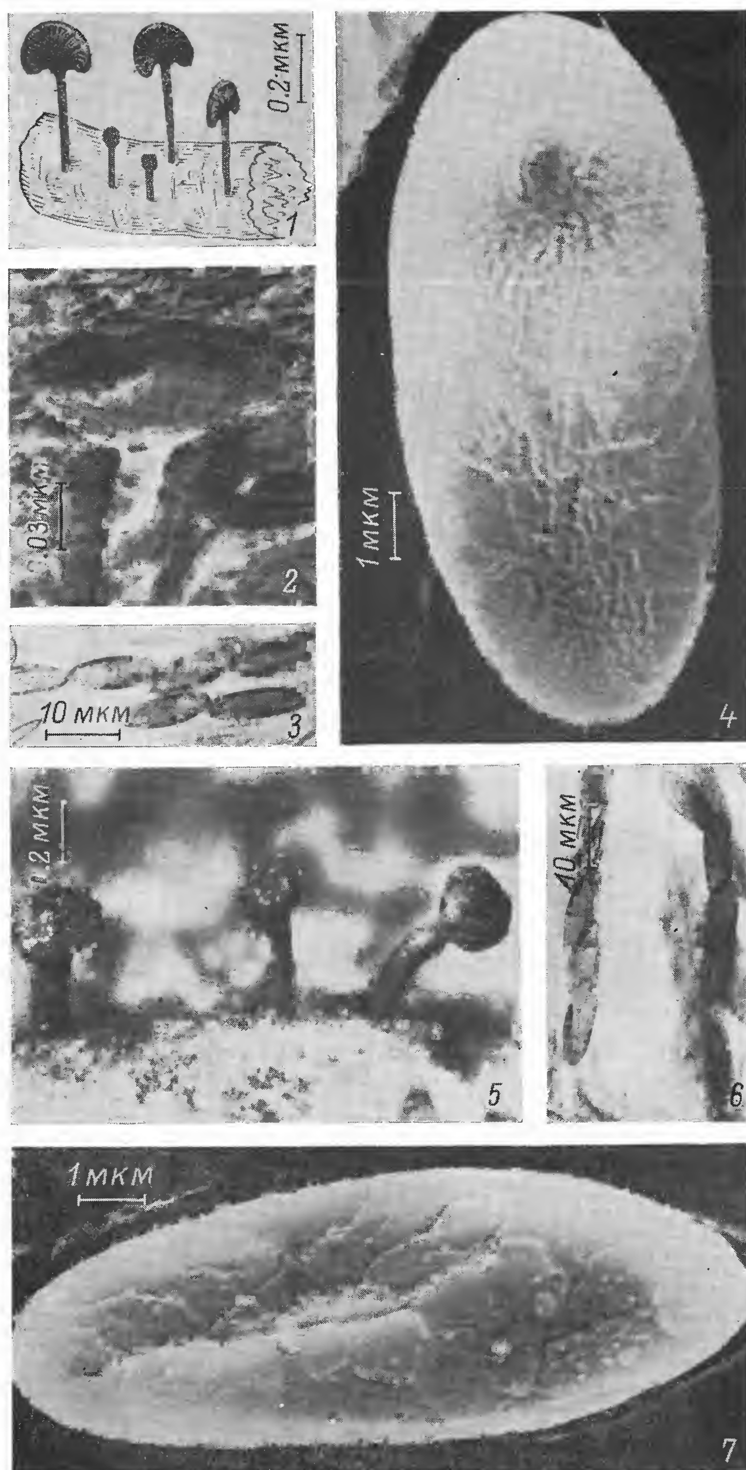


Таблица I. *Phaeocalicium compressulum* (1—4) и *Ph. praecedens* (5—7).
1, 2, 5 — внешний вид апотециев; *3, 4, 6, 7* — споры.

К с. 387

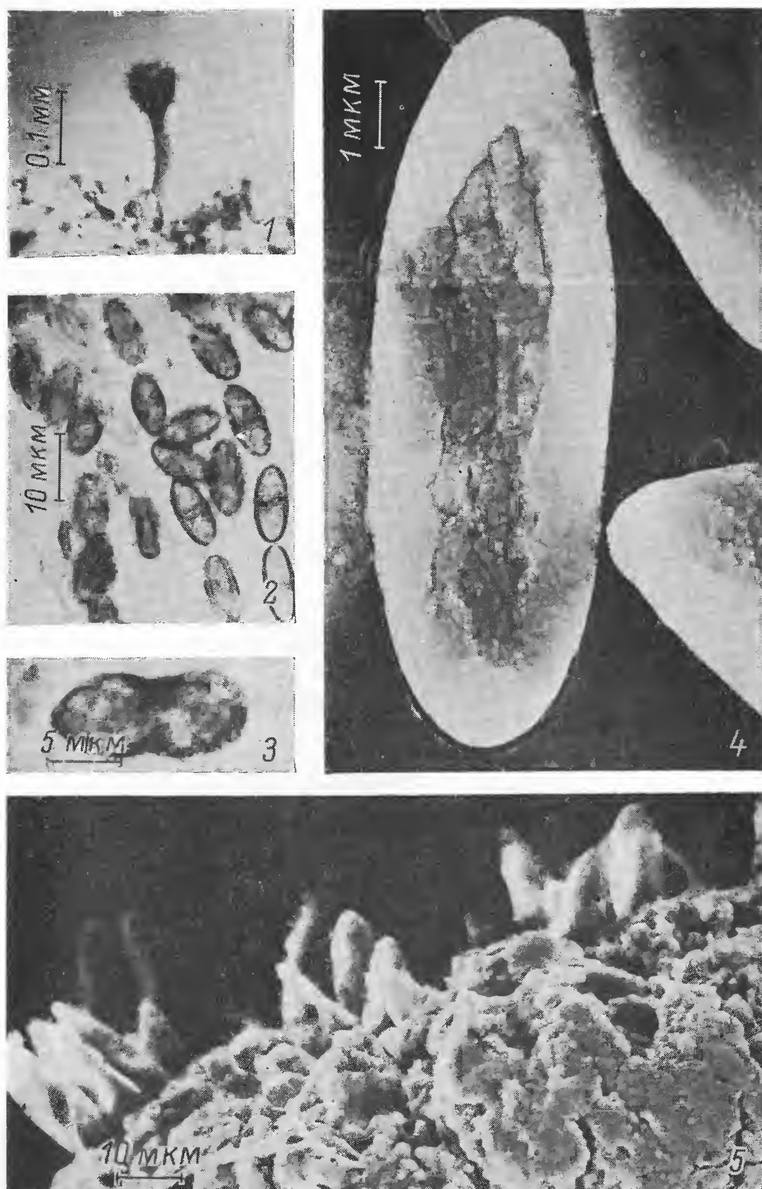


Таблица II. *Phaeocalicium pinaceum.*

— внешний вид апотеция; *2—4* — споры (*3* — спора, перетянутая по перегородке); *5* — поверхность головки апотеция (видны возвышающиеся над диском сумки).

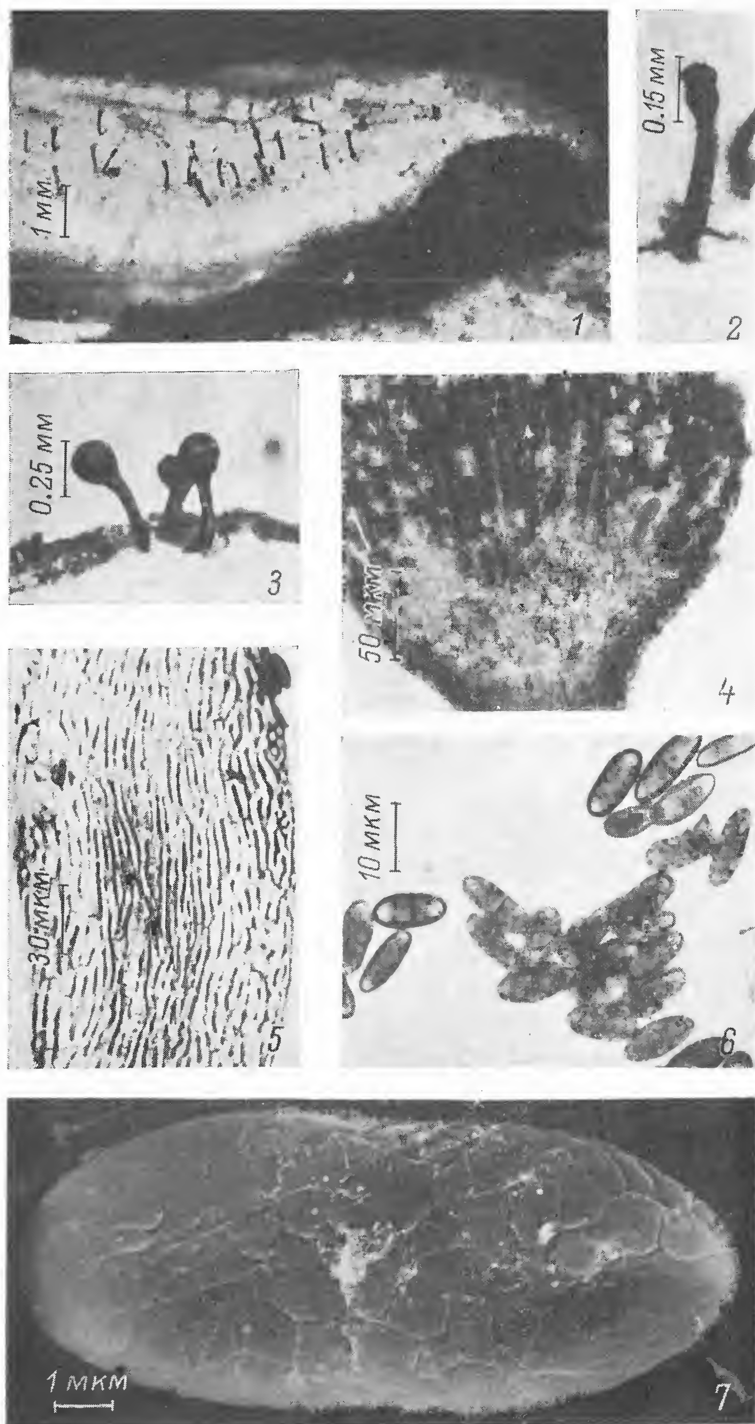


Таблица III. *Phaeocalicium polyporaeum* (1—2) и *Ph. populneum* (3—7).

1 — апотеции на плодовом теле *Hirschioporus* sp.; *2, 3* — внешний вид апотециев; *4* — продольный срез через головку апотеция; *5* — продольный срез через ножку апотеция; *6, 7* — споры.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 3, 281—408.